

Е.В. Четвертакова

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

КУРС ЛЕКЦИЙ

Красноярск 2012

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Красноярский государственный аграрный университет

Е.В. ЧЕТВЕРТАКОВА

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ
Курс лекций

Красноярск 2012

ББК 40.0

Рецензент

О.В. Романова, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент

Ч 45

Четвертакова, Е.В. Теоретические основы селекции: курс лекций/ Е.В. Четвертакова; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2012. – 92 с.

Рассмотрены особенности наследования признаков разных категорий, влияние форм и методов отбора на структуру популяции, методы анализа воспроизводительных способностей скота.

Предназначено студентам и магистрам института ПБиВМ очной и заочной форм обучения. Могут быть использованы в процессе подготовки студентов по специальности 36.03.02 – «Зоотехния» специализации «Зооинженер-селекционер» и магистров направления 36.04.02 – «Зоотехния» по курсу «Теоретические основы селекции».

ББК 40.0

Печатается по решению редакционно-издательского совета

Красноярского государственного аграрного университета

© Четвертакова Е.В., 2012

© Красноярский государственный аграрный университет, 2012

ВВЕДЕНИЕ

Современная селекция базируется на достижениях генетики и является основой эффективного высокопродуктивного сельского хозяйства и биотехнологии.

Современные задачи интенсификации животноводства требуют применения более современных методов племенной работы, позволяющих полнее реализовать не только генетические возможности наследственности, но и комбинативный эффект генотипов мировых ресурсов домашних животных. В основу системы генетического совершенствования пород сельскохозяйственных животных, наряду с селекцией по фенотипу, должны быть положены углубленная оценка генотипа, целенаправленный поиск удачных сочетаний пар и пород при скрещивании. Создание особей с новыми генотипами накладывает очень большую ответственность на селекционеров, которые должны уметь делать прогнозы. Для успешного решения этих задач селекционеру необходимо освоение логики генетического анализа.

Понимание принципов генетического анализа основано на знании закономерностей наследования признаков и свойств наследственности, с одной стороны, и биологии объекта – с другой. Поэтому курс «Теоретические основы селекции» читается после курсов «Генетика с основами биометрии», «Биотехнология», «Разведение сельскохозяйственных животных» и, опираясь на них, свободно оперирует всеми генетическими понятиями.

Курс знакомит студентов и магистров с методами и направлениями селекционной работы в животноводстве.

Цель курса – знакомство с принципами и методами анализа генотипа отдельных особей и генотипической структурой популяций (пород), выработать логику при анализе результатов генетического эксперимента, освоить арсенал современной теории племенного дела, уметь практически использовать теоретические знания в племенной работе со стадом.

Задачи дисциплины:

- глубокое освоение принципов наследования хозяйственно полезных признаков у животных;
- обобщение и оценка классических методов селекции;
- изучение статистических закономерностей изменчивости варьирующих признаков у животных;
- упрочнение знаний техники расчетов статистических ха-

рактических характеристик количественной и качественной изменчивости;

- ознакомление с методом корреляционно-регрессионного анализа и использование его в племенной работе;
- выявление количественных связей между продуктивностью животных и факторами среды;
- использование генетического анализа в практике селекции разных видов животных.

Программа курса рассчитана для студентов специальности 11040.65 «Зоотехния» специализации «Зооинженер-селекционер» и магистров направления 111100.68 – «Зоотехния».

ВВЕДЕНИЕ В ТЕОРИЮ СЕЛЕКЦИИ

Цель: рассмотреть особенности наследования качественных и количественных признаков в селекции животных.

Вопросы

1. Особенности наследования признаков разных категорий.

1.1. Наследование качественных признаков.

1.2. Наследование количественных признаков.

1. Особенности наследования признаков разных категорий

Селекция – наука, разрабатывающая теорию и практические методы создания и совершенствования пород. Она базируется на оценке отбора и системах спаривания животных. Знание теоретических основ селекции необходимо для успешного осуществления селекционных программ. Теоретической базой селекции является генетика. Знание теоретических основ разных разделов генетики позволяет прогнозировать продуктивность выводимых пород, наследование качественных признаков, изучать генетическую структуру и генетические процессы в популяциях.

Поэтому в основу системы генетического совершенствования пород сельскохозяйственных животных, наряду с селекцией по фенотипу, должны быть положены углубленная оценка генотипа, целенаправленный поиск удачных сочетаний пар и пород при скрещивании. В связи с этим при составлении селекционных программ необходимо учитывать такие важнейшие особенности пород, стад и линий животных, как изменчивость, повторяемость и наследуемость признаков, селекционный дифференциал, интенсивность отбора, уровень реализованного эффекта селекции, и многие другие.

Любой многоклеточный организм характеризуется множеством признаков, которые отличаются друг от друга не только своим внешним проявлением, но и генетической обусловленностью.

Признаки делятся на **простые** (первой категории), строго дифференцированные действием одного или нескольких генов, и **сложные** (второй категории), обусловленные влиянием большого числа генов.

Признаки первой категории носят название **качественные**, или моногенные, а второй категории – **количественные**, или полигенные.

Среди полигенных признаков выделяют пороговые признаки, которые проявляются лишь при достижении минимального порога действия генов. Они характеризуются дискретной изменчивостью, но не характеризуются простым менделевским наследованием. К пороговым признакам, например, относится устойчивость к болезням. Рассмотрим особенности наследования признаков первой категории (качественных).

1.1. Наследование качественных признаков

К качественным признакам относят признаки, имеющие четко различимые формы, например, в скотоводстве к ним относят окраску волоса, рогатость и комолость, полиморфные системы белков и ферментов, группы крови, некоторые наследственные уродства и т. д.

Основополагающим методом изучения наследования качественных признаков является метод, разработанный Г. Менделем. Открытие Г. Менделя можно выразить в форме следующих законов:

1) наследственные факторы находятся у особей парами, но половые клетки получают только один фактор из каждой пары (закон расщепления);

2) наследственные факторы комбинируются случайно как при образовании половых клеток, так и при оплодотворении (закон комбинирования).

При изучении простого наследования берется во внимание только одна пара альтернативных признаков, которыми отличаются родители друг от друга, например, наследование масти у крупного рогатого скота:

$P \quad \text{♀ AA (ЧЕРНАЯ МАСТЬ)} \times \text{♂ aa (КРАСНАЯ МАСТЬ)}$

$F_1 \quad Aa$
(черная масть)

Аллель, проявляющаяся у гибридной особи, является доминантной.

Степень доминирования может быть различной. В некоторых случаях доминирование отсутствует и F_1 соответствует среднему родительскому типу, тогда говорят о *промежуточном типе* наследования, или *неполном доминировании*, например, при скрещивании шортгорнов, имеющих красную масть, с белыми, потомки первого

поколения имеют чалую масть, т. е. доминирование отсутствует и у потомков первого поколения образуется смесь из двух признаков:

$$P \quad \text{♀ AA (КРАСНАЯ МАСТЬ)} \times \text{♂ aa (БЕЛАЯ МАСТЬ)}$$

$$F_1 \quad Aa \\ \text{(чалая масть)}$$

При скрещивании потомков первого поколения между собой, во втором поколении получаем расщепление по фенотипу и генотипу 1:2:1:

$$F_1 \quad \text{♀ Aa (ЧАЛАЯ МАСТЬ)} \times \text{♂ Aa (ЧАЛАЯ МАСТЬ)}$$

$F_2 \quad AA$ красная масть 1	$Aa \quad Aa$ чалая масть 2	aa белая масть 1
--------------------------------------	-----------------------------------	--------------------------

В селекции для выявления носителя рецессивного гена применяют анализирующее скрещивание. Расщепление указывает на то, что особь, генотип которой подвергался анализу, является носителем рецессивного аллеля:

$$P \quad \text{♀ Aa (ЧЕРНАЯ МАСТЬ)} \times \text{♂ aa (КРАСНАЯ МАСТЬ)}$$

$F_1 \quad Aa$ черная масть 1	:	aa красная масть 1
-------------------------------------	---	----------------------------

Законы наследования качественных признаков в некоторых случаях имеют ограничения. К ним относятся сцепление генов кроссинговер, наследование признаков, сцепленных с полом, некоторые взаимодействия генов и мутации.

Сцепление генов и кроссинговер. Сцепление генов – это такая связь между генами, которая исключает возможность их независимого наследования и свободной комбинации и этим самым уменьшает многообразие потомков. В то же время исследования показали, что, когда имеет место сцепление генов и проведено анализирующее скрещивание у гетерозигот, почти всегда отмечается рекомбинация генов. Это объясняется тем, что во время мейоза гомологичные хро-

мосомы обмениваются участками, т. е. происходит кроссинговер. При нем сцепление генов не сохраняется и образуется новая комбинация генов, следовательно, кроссинговер ведет к повышению генотипической и фенотипической изменчивости.

Для определения частоты кроссинговера используют классический метод – **возвратное скрещивание** гибрида на рецессивные родительские формы, позволяющие находить эту частоту по доле кроссоверных комбинаций генов в потомстве, которые первоначально были сцеплены.

Частота кроссинговера зависит от расстояния между генами в хромосоме, поэтому по частоте кроссинговера между двумя генами можно определить относительное расстояние между этими генами в хромосоме. Этот метод позволяет составить генетические карты хромосом с указанием порядка расположения генов. Более подробно с этим методом мы знакомимся в курсе дисциплины «Генетика с биометрией».

Наследование пола и признаков, сцепленных с ним. Пол наследуется как любой другой признак. При моногибридном скрещивании у женских особей пол определяется наличием двух хромосом – XX, у мужских особей – XY. Половые хромосомы наряду с генами, которые определяют пол, содержат и гены, отвечающие за развитие других признаков организма.

Когда говорят о сцепленных с полом признаках имеют в виду те признаки, которые контролируются генами, локализованными главным образом в X-хромосоме, поэтому если данный ген расположен в X-хромосоме и не имеет своего аллеля в Y-хромосоме, то в таком случае наблюдается сцепленное с полом наследование. Рассмотрим на примере наследование окраски шерсти у кошек. Гены, обуславливающие черную (A) и рыжую окраску (B) шерсти, сцеплены с полом и наследуются кодоминантно, т. е. при попадании в один организм гены A и B вызывают развитие черепаховой (AB) окраски шерсти. При скрещивании черной кошки с котом рыжей окраски шерсти в первом поколении все кошки имеют черепаховую окраску, а коты – черную.

$$\begin{array}{rcl}
 P \quad \text{♀} \quad X^A X^A & \times & \text{♂} \quad X^B Y \\
 \text{ЧЕРНАЯ} & & \text{РЫЖИЙ} \\
 F_1 \quad X^A X^B & & X^A Y \\
 \text{черепаховая} & & \text{черный}
 \end{array}$$

При скрещивании животных из первого поколения во втором поколении наблюдаем следующие особенности наследования окраски шерсти:

	P ♀ $X^A X^B$	x	♂ $X^A Y$	
	ЧЕРЕПАХОВАЯ		ЧЕРНЫЙ	
F ₂ $X^A X^A$	$X^A Y$		$X^A X^B$	$X^B Y$
черная	черный		черепаховая	рыжий

Сцепленное с полом наследование имеет свои особенности:

1. Потомки первого поколения не бывают однообразными.
2. Наблюдаются особенности наследования крест-на-крест, при котором признаки отца наследуют только дочери, а сыновья наследуют только признак матери.

Сцепление с полом наследование используют в практике животноводства с целью регулирования пола и его ранней диагностики.

Взаимодействие генов. В большинстве случаев гены взаимодействуют друг с другом. При этом различают несколько типов взаимодействия – комплементарность, эпистаз, плеiotропию, модификацию.

Если признак детерминируют два доминантных неаллельных гена, каждый из которых не имеет самостоятельного проявления, то такие гены называются **комплементарными**, например, для проявления окраски необходимо, чтобы в организме синтезировались как специальные белки, так и ферменты, превращающие их в пигмент. Если одно из этих белковых веществ отсутствует, то пигмент не образуется. Установлено, что комплементировать могут не только разные гены, но и разные аллели одного гена. Комплементация обуславливает не только окраски у млекопитающих, но и многие биохимические реакции в организме. Более подробно этот тип взаимодействия генов мы рассматривали в курсе «Генетика с биометрией».

Эпистазом называется взаимодействие неаллельных генов, при котором фенотипическое проявление одного гена одновременно подавляет другой ген, затрагивающий этот же признак. Примером эпистаза может служить скрещивание красного комолого скота с рогатым белым. В первом поколении получают лишь комолые чалые животные. Во втором поколении вследствие отсутствия доминирования гена красной масти над геном белой масти происходит расщепление по фенотипам в следующем соотношении: 3 комолых красных : 6 комолых чалых : 3 комолых белых : 2 рогатых чалых : 1 рогатый

красный : 1 рогатый белый вместо типичного для дигибридного расщепления 9:3:3:1.

Если ген может оказывать свое влияние на несколько признаков, то говорят о **плейотропном** действии этого гена. Плейотропия является основной причиной возникновения генетических корреляций. Учет плейотропного действия генов при оценке племенных качеств животных очень важен. В случае, когда ген одновременно влияет на полезный и вредный признаки, перед селекционером, желающим улучшить полезный признак, встают сложные задачи.

Взаимодействие генов может проявиться при их **модифицирующем действии**. Под термином гены-модификаторы имеют в виду эффект неаллельных генов, которые усиливают или ослабляют действие главного гена – олигогена, или сильнодействующего гена, оказывающего на признак четкий индивидуальный эффект, вследствие чего наблюдается закономерное наследование качественного признака. Одни из генов-модификаторов могут усиливать эффект главного гена, а другие, наоборот, ослабляют его действие, и их называют подавителями или супрессорами.

Примером действия генов-модификаторов в селекции молочного скота может служить вариация интенсивности окраски волосяного покрова внутри пород.

Мутации. Наследственная изменчивость, обусловленная расщеплением и рекомбинацией генов, является основой для отбора животных, но она может проявляться при расщеплении и рекомбинации генов лишь в том случае, если гены находятся в разных аллельных сочетаниях.

Происхождением же наследственной изменчивости являются мутации, которые касаются не только изменений в гене, но и хромосом.

Мутации – это внезапно возникшие ненаправленные изменения генетического аппарата, включающие как переход генов из одного аллельного состояния в другое, так и изменение числа и структуры хромосом.

Большинство мутаций приносят вред организму, но часть из них по своему действию может быть полезной. Различают следующие типы мутаций:

1. Генные (точечные).
2. Хромосомные мутации:
 - 2.1. Структурные мутации хромосом.

2.2. Числовые мутации хромосом (полиплоидия, анеуплоидия).

3. Геномные.

Генные мутации приводят к изменениям молекулы ДНК, в результате чего изменяются морфологические, физиологические и биохимические признаки.

К структурным мутациям хромосом относятся:

- *Делеции* – (нехватки) вследствие разрыва или неравного кроссинговера.
- *Дупликации* – удвоение участка хромосомы, происходят при разрыве и обмене участками хромосомы и нарушении кроссинговера.
- *Инверсии* – изменение порядка расположения хромосомного сегмента, сопровождающееся его поворотом на 180° градусов.
- *Транслокации* – перемещение участка хромосомы в другое положение в той же или другой хромосоме.

К числовым мутациям хромосом относятся:

1. *Полиплоидия* – увеличение числа гаплоидных наборов хромосом. Полиплоидные формы могут быть триплоидами ($3n$), тетраплоидами ($4n$), пентаплоидами ($5n$) и т. д.;

2. *Анеуплоидия* (гетероплоидия) – изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному числу, например, при *моносомии* теряется одна хромосома из набора ($2n-1$), при *нуллисомии* отсутствует одна пара гомологичных хромосом ($2n-2$), а добавление к набору одной и более хромосом ведет к возникновению трисомии ($2n+1$), которая является частным случаем полисомии.

Хромосомные аномалии возникают при мейозе в гаметах, после оплодотворения и на первых этапах дробления зигот.

Генные и хромосомные мутации вызывают врожденные уродства, наследственные болезни, которые снижают жизнеспособность, продуктивность, плодовитость или приводят к гибели животных. Поэтому селекция направлена против вредных мутаций, улучшает племенную ценность животных.

1.2. Наследование количественных признаков

Количественным признакам невозможно дать точной качественной характеристики. По таким признакам между индивидуумами наблюдаются постепенные малозаметные переходы, а при расширении не образуются четко выделяемые фенотипические классы. Другими словами, изменчивость подобных признаков является непрерывной.

Непрерывная вариация количественного признака в популяции объясняется, прежде всего, действием многих генов, которые носят название **полигены**.

Каждый из полигенов оказывает незначительное влияние на изменчивость количественного признака.

К числу количественных признаков относится большинство хозяйственно полезных признаков: молочная продуктивность, состав молока, промеры тела, показатели воспроизводительной способности и т. д. Современная селекция опирается в основном на оценку и отбор животных по количественным признакам, имеющим экономическое значение. Для характеристики популяции животных по количественным признакам невозможно использовать генетические параметры — частоты и распределения генов.

На начальном этапе анализа количественных признаков рассчитывают общепринятые статистические параметры: средние арифметические, среднее квадратическое отношение, вариансу. С их помощью можно дать характеристику родительским формам, потомству первого, второго и третьего поколения, а также обратных скрещиваний потомков первого поколения с родительскими формами.

В общем виде закономерности наследования количественных признаков можно свести к положениям:

1) средняя арифметическая признака у животного F_1 , как правило, бывает промежуточной между средними арифметическими у родительских форм, а изменчивость признака, выражаемая величиной среднего квадратического отклонения, близка к изменчивости признака у родителей. Кривая изменчивости признака животных F_1 распределяется между кривыми родителей;

2) между средними величинами признака у животных F_1 и F_2 различия недостоверны. Однако фенотипическая изменчивость животных F_2 , выраженная в средних квадратичных отклонениях или вариантах, значительно выше, чем у животных F_1 , что свидетельствует о расщеплении генотипов;

3) кривые изменчивости животных, полученные от обратного скрещивания, сдвинуты ближе к кривым распределения тех родителей, с которыми было произведено скрещивание;

4) кривая распределения особей третьего поколения, полученных из разных частей вариационного ряда второго поколения, располагается в зависимости от того, из какой части вариационного ряда взяты для скрещивания особи второго поколения.

Зная эти закономерности, селекционер может предвидеть результаты проводимых им скрещиваний, например, было проведено скрещивание джерсейской (высокожирномолочная порода) с красной датской породой крупного рогатого скота. Среднее содержание жира у 66 коров джерсейской породы составляло 5,57%, а у 106 коров красной датской породы – 3,40%. У животных первого поколения средняя жирномолочность приближалась к промежуточной и составляла 4,39%. при возвратном скрещивании особей из первого поколения с красной датской породой у потомства жирномолочность составляла 4,04%, а при скрещивании особей из первого поколения с джерсейской породой – 4,82%.

Изменчивость количественных признаков обусловлена влиянием множества пар генов, причем гетерозиготность по каждой из них характеризуется, как правило, не доминированием одного из аллелей, а промежуточным эффектом по сравнению с эффектом гомозигот.

Чем больше пар генов влияет на проявление количественных признаков, тем меньше различия между отдельными фенотипическими классами. В этом случае биномиальное распределение животных по количественному признаку переходит в нормальное.

Следовательно, можно сделать вывод, что в основе наследственной передачи количественных признаков лежит тот же механизм расщепления и рекомбинации генов, что и при передаче качественных признаков. Для объяснения наследования количественных признаков К. Мазер предложил термин **полигены**. Им была разработана и модель наследования количественных признаков, которая выражается в следующем:

1. Количественные признаки детерминируются многими слабодействующими генами, которые называются полигенами.

2. Вклад отдельного гена в изменчивость признака незначителен, поэтому замещение одного аллеля другим очень мало изменяет среднюю величину признака.

3. Полигены обладают аддитивным действием.

4. Действие генов в значительной степени зависит от условий среды, вследствие чего генотипы могут по-разному реагировать на условия среды. Возможно проявление плеiotропного действия полигенов.

Точка зрения К. Мазера о полигенах не является общепризнанной, например, Э.Х. Гинзбург и другие ученые предполагают не полигенное, а олигогенное описание наследования количественных признаков. Согласно их гипотезе небольшое (до 4–5) число генов де-

терминирует количественный признак в соответствии с менделизмом. Эта модель не может быть заменена другим феноменологическим описанием изменчивости и наследования признака. Точка зрения об олигогенах также не является общепризнанной.

Можно предполагать, что между олигогенами и полигенами существуют всевозможные переходы, поэтому для изучения закономерностей наследования количественного признака в некоторых случаях необходимо применять ряд генетических методов анализа, включая моно- или полигибридный анализ.

Таким образом, мы рассмотрели особенности наследования качественных и количественных признаков в селекции животных.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение термину «селекция».
2. Поясните, какие признаки относят к пороговым, чем они характеризуются.
3. Сформулируйте второй закон Г. Менделя, приведите примеры.
4. Сформулируйте третий закон Г. Менделя, приведите примеры.
5. С какой целью в селекции используют анализирующее и обратное скрещивания?
6. В каких случаях законы наследования качественных признаков имеют ограничения?
7. Назовите типы мутаций.
8. Дайте характеристику генным мутациям.
9. Дайте характеристику хромосомным мутациям.
10. Дайте характеристику структурным мутациям хромосом.
11. Дайте характеристику числовым мутациям хромосом.
12. Расскажите об основных положениях закономерностей наследования количественных признаков.
13. В чем состоит суть модели К. Мазера по наследованию количественных признаков?
14. В чем суть олиогенного наследования количественных признаков?

ОТБОР И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ

Цель: ознакомить с формами и методами отбора, применяемыми в селекции.

Вопросы

1. Формы отбора, применяемые в селекции.
2. Методы отбора.
3. Ответ на отбор.

1. Формы отбора, применяемые в селекции

В практике животноводства широко используется отбор. Под отбором понимают полное или частичное устранение какой-то группы особей от размножения. Термин «отбор» нельзя заменить на термин «селекция», так как селекция включает два элемента единого процесса – отбор и подбор.

В животноводстве применяют искусственный отбор, под которым понимают отбор наиболее ценных в хозяйственном отношении животных и использование их для дальнейшего разведения.

Путем отбора и подбора селекционер может изменить генетическую структуру не только стада, но и породы в целом. В результате отбора и подбора не возникают новые гены, а увеличивается частота желательных аллелей и уменьшается частота нежелательных в популяции животных.

Эффективность отбора зависит от таких факторов, как условия среды, интенсивность отбора, интервала между поколениями, числа селекционируемых признаков, частот генов в популяции, их сцепления и числа генов, детерминирующих образование признака и т. д. При всех формах искусственного отбора всегда действует и естественный отбор. Его давление может быть различно в зависимости условий, в которых ведется селекция на том или ином этапе развития технологии животноводства.

Эффективность отбора зависит от типа действия генов.

Отбор на доминантный ген. При полной пенетрантности и экспрессивности гена признак фенотипически проявляется в гомозиготном и гетерозиготном состоянии. Поэтому особи с такими генами могут быть легко отобраны, например, черная масть у крупного рога-

того скота обусловлена генотипом АА или Аа. Трудность заключается в дифференцировке гомозиготных (АА) и гетерозиготных (Аа) особей. Но она может быть преодолена при использовании анализирующего скрещивания (см. Введение в теорию селекции).

Отбор против доминантного гена. При полной пенетрантности доминантного гена от него можно избавиться практически за одно поколение (выбраковывают особей с генотипами АА и Аа). Этот отбор идет как против гомозигот, так и гетерозигот. Все лимитируется числом животных с желательным генотипом (аа), имеющих в стаде. При неполной пенетрантности и экспрессивности гена отбор против доминантного гена менее эффективен. Для повышения эффективности отбора следует учитывать фенотип предков, потомства и боковых родственников.

Отбор по рецессивному гену. Если в стаде имеется достаточное число особей с рецессивным признаком (аа), то отбор будет эффективным. Это обусловлено тем, что при скрещивании рецессивных гомозигот не наблюдается расщепление, поэтому при скрещивании, например, крупного рогатого скота, имеющего красную масть (аа), все потомство будет иметь также красную окраску. Этот отбор действует только на гомозиготы (аа) и не действует на гетерозиготы (Аа).

Отбор против рецессивных гомозигот требует, как правило, много поколений. Отбор против рецессивных вредных генов должен проводиться во всех породах. Эта форма отбора для практики селекции одна из самых важных. Элиминация рецессивных аллелей даже при 100%-й выбраковке рецессивных гомозигот проходит очень медленно.

При исходной частоте рецессивного гена 0,5 и выбраковке всех рецессивных форм в каждом поколении частота этого гена в девятом поколении составит 0,1, при этом гетерозиготных носителей будет в 18 раз больше. Даже через сто поколений селекции против рецессивного вредного гена частота гетерозиготных носителей этого аллеля будет равна 1,96% (табл.1). Это свидетельствует о трудности избавления от рецессивного вредного гена в результате селекции, особенно в случаях малой частоты его встречаемости.

Таблица 1 – Эффективность селекции против рецессивного признака

Поколение	Частота гена (q)	% рецессивных гомозигот (q^2)	% гетерозигот ($2pq$)	% доминантных гомозигот (p^2)
I	0,500	25,00	50,00	25,00
II	0,333	11,11	44,44	44,44
III	0,25	6,25	37,50	56,25
IV	0,20	4,00	32,00	64,00
V	0,167	2,78	27,78	69,44
IX	0,1	1,00	18,00	81,00
X	0,091	0,83	16,53	82,64
XXX	0,032	0,10	6,24	93,65
L	0,020	0,04	3,84	96,12
LL	0,01	0,01	1,96	98,03

Отбор в пользу гетерозигот. Этот отбор проводят в том случае, если гетерозиготы по развитию признака превосходят гомозиготные формы (наблюдается явление сверхдоминирования или гетерозиса). Наличие сверхдоминирования при естественном отборе приводит к возникновению устойчивого полиморфного равновесия. Частота аллелей тогда определяется коэффициентом отбора против гомозиготных форм. В результате искусственного отбора нельзя повысить частоту гетерозигот более 50%, так как при скрещивании гетерозиготных организмов ($Aa \times Aa$) в следующем поколении вновь проявится 50% гомозигот.

Отбор против гетерозигот. Этот отбор проводят в том случае, если у гетерозигот развитие признака хуже, чем у гомозигот. Примером могут служить транслокации, носители которых имеют более низкую продуктивность.

Отбор против рецессивных гомозигот и против доминантных аллелей приводит к уменьшению частоты вредных аллелей. Однако присутствие этих аллелей в популяциях поддерживается мутациями. Частота доминантного летального аллеля равна частоте возникновения мутаций, так как особи с такими аллелями погибают.

Отбор по генам с эффектом сверхдоминирования. Сверхдоминирование не может быть закреплено селекцией, поскольку гетерозиготы (Aa) всегда дают расщепление.

Для иллюстрации возьмем пример, в котором базисный фенотип равен 1,40 ед. Каждая комбинация по каждой гетерозиготной паре ге-

нов (Аа и Вв) прибавляет к уровню развития признака по 0,20 ед. в сравнении с уровнем его развития у гомозигот (Лэсли, 1982).

$P \text{ ♀ AABB} \times \text{♂ aabb}$
 $\frac{1,40}{\quad} \quad \frac{1,40}{\quad}$
 $p=1,40$
 $F_1 \text{ ♀ AaBb} \times \text{♂ AaBb} \quad \text{X} \quad F_1=1,80$
 F_2

1 AABB – 1,40	2 AaBb – 1,60
2 AaBB – 1,60	1 aaBB – 1,40
2 AABb – 1,60	2 aaBb – 1,60

 $X_{cp} F_2 = 1,60$

При скрещивании гомозиготных родителей со средним значением признака 1,40 получаем дигетерозиготное потомство со средним значением признака 1,80. Здесь наблюдается явление гетерозиса, вызванное сверхдоминированием.

При скрещивании дигетерозигот между собой в F_2 эффект гетерозиса уменьшается ($H_{sr}=1,60$). При гетерозиготности по одной паре генов среднее значение признака равно 1,6, при двух парах – 1,8. Во втором поколении только четыре из каждых шестнадцати животных превосходят среднюю для поколения. Гетерозиготность, а значит, и гетерозис нельзя сохранить, но можно получить при скрещивании разных гомозиготных форм родителей. В животноводстве для этого проводят скрещивание разных пород и линий.

Частотно-зависимый отбор. Устойчивый генетический полиморфизм может возникать не только в результате преимущества гетерозигот, но и вследствие частотно-зависимого отбора. Это отбор, при котором приспособленность генотипов изменяется в зависимости от их частот. В изменяющихся условиях среды отбор может благоприятствовать относительно часто встречающимся генотипам. Если генотип широко распространен в популяции, то его приспособленность может быть ниже. Эксперименты, проведенные на разных видах животных, показали, что приспособленность, например, трех генотипов АА, Аа и аа изменяется от поколения к поколению. Так, при частоте гетерозигот около 17 % их приспособленность равна приспособленности гомозигот. Однако приспособленность гетерозигот в три раза была выше, если их частота в популяции составляла 2 %. Частотно-

зависимый отбор в пользу редких генотипов – один из механизмов поддержания генетического полиморфизма в популяциях, поскольку приспособленность генотипа повышается. При этом приспособленность тем выше, чем реже встречается генотип.

2. Методы отбора

В селекции животных используют разные виды и методы отбора.

Массовый отбор. Это отбор, при котором из популяции отбирают большое число лучших особей на основе их фенотипической оценки. Это наиболее простой отбор, и он дает эффект при относительно большой величине наследуемости количественного признака. При снижении наследуемости признака он малоэффективен.

Семейный отбор. На основании среднего значения признака по семейству отбирают или выбраковывают целые семьи. При этом внутрисемейным отклонениям придается нулевой вес. Семейный отбор предпочтителен при низкой наследуемости признака. Если число членов в семействах достаточно велико, то среднее значение признака по ним более точно соответствует генотипическим значениям, например, при селекции на устойчивость к лейкозу семейства с высокой частотой заболеваемости должны полностью выбраковываться. Селекционный эффект при семейном отборе определяется как

$$SE_f = i\sigma_f h_f^2,$$

где i – интенсивность отбора;

σ_f – наблюдаемое стандартное отклонение семейных средних;

h_f^2 – наследуемость семейных средних.

Таким образом, семейному отбору нужно отдавать предпочтение в следующих случаях:

- 1) при низкой наследуемости признаков;
- 2) при наличии больших семейств;
- 3) при низкой изменчивости, обусловленной общей для семейства средой.

Его эффективность возрастает при высокой степени родства между членами семейства.

Внутрисемейный отбор. Животных отбирают на основании отклонений каждой особи от среднего значения признака по семейству. Особи, которые по селекционируемому признаку превосходят

среднее значение для семьи, отбирают на племя. Чем больше величина компоненты средовой изменчивости общей для семейства, тем предпочтительнее использовать этот метод отбора, например, в значительной мере изменчивость предотъемной массы поросят определяется матерью и является общей для всех членов семьи. Поэтому различия по живой массе между поросятами одной семьи в большей степени определяются их генотипами. Селекционный эффект при внутрисемейном отборе выражается как

$$SE_w = i\sigma_w h_w^2,$$

где i – интенсивность отбора;

σ_w – стандартное отклонение;

h_w^2 – наследуемость внутрисемейных отклонений.

Оценка по качеству потомства. Этот метод широко используется в животноводстве. Критерием отбора особей служит среднее значение признака их потомства.

Следует отметить, что один из недостатков метода отбора на основании оценки по качеству потомства – увеличение интервала между поколениями. Это объясняется тем, что отбор родителей может быть проведен только после получения данных о потомстве, например, быков-производителей можно отобрать только после того, как будет известна молочная продуктивность их дочерей.

Отбор по нескольким признакам можно вести тремя методами:

- 1) тандемный отбор;
- 2) отбор по независимому уровням;
- 3) отбор по зависимым уровням при помощи селекционного индекса.

Тандемный (последовательный) отбор. Его ведут по очереди по каждому признаку. По достижении желательного уровня по одному признаку ведут отбор по другому признаку. Если между признаками существует положительная генетическая корреляция, то такой отбор может быть более эффективным.

Отбор по независимым уровням. При этом отборе для каждого признака устанавливают минимальный стандарт. Выбраковывают всех животных, которые по какому-то одному из признаков не отвечают установленным требованиям. Он позволяет вести отбор одновременно по нескольким признакам. Чем больше включают признаков, тем ниже устанавливается граница для каждого из них, поскольку

ку невозможно найти много животных, сочетающих высокие показатели по всем признакам.

Отбор по селекционным индексам. Этот отбор проводят с помощью селекционных индексов. Селекционный индекс включает информацию о нескольких признаках, по которым ведется отбор каждой особи. **Индекс** – оптимальный линейный прогноз индивидуальной селекционной ценности и множественная регрессия этой ценности на все используемые данные. По индексу можно предсказать селекционную ценность каждой особи не по одному, а по комплексу отдельных признаков. Для построения индекса нужно определить относительный вес каждого селектируемого признака, изучить наследуемость, генотипические и фенотипические корреляции между признаками, выбрать оптимальное число наиболее важных признаков с учетом их экономической важности (обычно 4–6).

Селекционный индекс может быть использован для решения ряда задач:

1) при отборе по одному признаку селекционный индекс, содержащий данные о животном, его родственниках и потомках, позволяет повысить точность оценки наследственных качеств животного, особенно по признакам с низкой наследуемостью;

2) при отборе преимущественно по одному признаку индекс, включая данные о других признаках, позволяет более объективно выявить наследственную ценность животного;

3) при отборе по одному признаку иногда возникают нежелательные изменения других признаков. Правильно сконструированный индекс позволяет улучшить этот признак при слабом изменении других признаков;

4) индекс позволяет одновременно улучшить несколько признаков.

Эффективность селекции зависит от числа отбираемых признаков. Из всех трех методов отбора, проводимых одновременно по нескольким признакам, наиболее эффективным является отбор по селекционным индексам. Его эффективность в сравнении с другими методами возрастает с увеличением числа отбираемых признаков.

3. Ответ на отбор

В результате проводимого селекционером отбора изменяются частота генов в популяции и среднее значение признака (среднее популяционное). Мерой интенсивности отбора является **селекционный дифференциал** (**Sd**), представляющий разность между средним значением отобранной для репродукции группы животных и средним значением популяции, например, средняя продуктивность коров по стаду равна 4500 кг, а потомство оставляем от отобранной группы коров с продуктивностью 5000 кг, тогда **Sd** = 5000 - 4500 = 500 кг.

Разность между средним фенотипическим значением потомков отобранных родителей и всего родительского поколения называется **селекционным эффектом** (**SE** или **R**).

Селекционный эффект представляет меру изменения аддитивной генетической ценности в популяции. Селекционный эффект за поколение равен $SE = Sdh^2$, а за один год $SE = Sdh^2/J$, где **J** – интервал между поколениями в годах. Однако использование этого уравнения возможно при соблюдении ряда условий: отсутствие естественного отбора, случайность скрещивания в группе отобранных животных и т. д.

Часто возникает необходимость сравнения селекционных дифференциалов разных признаков в разных популяциях, например, удой, живая масса, жирномолочность. Для этого удобно выразить селекционный дифференциал через отношение к стандартному отклонению σ_p . Стандартизированный селекционный дифференциал, выраженный в единицах фенотипического стандартного отклонения, называют **интенсивностью отбора** (**i**), поэтому $Sd = i\sigma_p$. Тогда селекционный эффект за поколение выражается как $SE = i\sigma_p h^2$, а за год $SE = i\sigma_p h^2/J$.

Таким образом, эффект селекции зависит:

1) от величины наследуемости признака. Чем выше наследуемость признака, тем эффективнее отбор. Наследуемость признака может быть выше в результате снижения средовой изменчивости, что достигается улучшением условий кормления и содержания;

2) интенсивности отбора;

3) интервала между поколениями. Чем меньше продолжительность интервала между поколениями, тем эффективнее селекция. Интервал между поколениями у лошадей составляет около 9,3 года; крупного рогатого скота – 5,1, овец – 3,7; свиней – 2,5 года.

Интенсивность отбора среди самок и самцов у животных различна. Это связано с тем, что от коровы, например, получают 3-5 потомков, а от быка – несколько тысяч, поэтому число самцов в популяции во много раз меньше, чем самок. В связи с этим случайные причины могут привести к заметному изменению частоты генов (дрейф генов).

Для сравнения популяций с различным соотношением полов применяют **эффективную численность популяции** (N_e). При этом сравнивают фактическую популяцию с гипотетической (эффективной), в которой число мужских и женских особей одинаково. Эффективная численность популяции равна

$$N_e = 4N_{\text{♂}} * N_{\text{♀}} / (N_{\text{♂}} + N_{\text{♀}}),$$

где N_e – эффективная величина популяции;

$N_{\text{♂}}$ и $N_{\text{♀}}$ – число мужских и женских особей.

Если имеется большое число самок, то $N_e = 4N_{\text{♂}}$. Возрастание гомозиготности на поколение равно $\Delta F = 1/(2N)$. Следовательно, может происходить сильное увеличение степени инбридинга с изменением соотношения полов (табл. 2).

Таблица 2 – Влияние соотношения полов на эффективную численность популяции, состоящей из 1000 голов, и увеличение степени инбридинга (Завертяев Б.П., 1986)

Число		Эффективная численность популяции (N_e)	Увеличение степени инбридинга, %
самцов	самок		
500	500	1000	0,05
100	900	360	0,14
10	990	40	1,26
1	999	4	12,51

Известно, что с увеличением прироста инбридинга наблюдается депрессия и повышается вероятность перехода рецессивных генов в гомозиготное состояние. Поэтому селекционер должен строго контролировать отбор и подбор, когда число самцов в популяции невелико.

Эффективность селекции можно повысить путем применения метода трансплантации эмбрионов, например, ежегодный генетический прогресс в повышении процента нежирного мяса у крупного рогатого скота с использованием трансплантации эмбрионов в два раза выше, чем при обычных методах разведения.

Таким образом, мы рассмотрели формы и методы отбора, позволяющие эффективно вести селекцию в животноводстве.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение термину «отбор».
2. Поясните, в чем состоят различия естественного и искусственного отбора.
3. Расскажите, как ведется отбор на доминантный ген и против доминантного гена.
4. В каком случае будет эффективен отбор по рецессивному гену?
5. Расскажите, как ведется отбор против рецессивных гомозигот.
6. В каком случае проводят отбор в пользу гетерозигот?
7. В каком случае проводят отбор против гетерозигот?
8. Дайте определение термину «гетерозис».
9. В каком случае применяют частотно-зависимый отбор?
10. Назовите методы отбора.
11. В каком случае применяют массовый отбор.
12. В каких случаях отдают предпочтение семейному отбору?
13. На основании чего проводят отбор животных при внутрисемейном отборе?
14. Расскажите, как ведется тандемный отбор.
15. Как проводится отбор по независимым уровням? В чем его недостатки?
16. Дайте определение термину «индекс» Для решения каких задач можно использовать селекционный индекс?
17. С какой целью используется в селекции селекционный дифференциал?
18. Дайте определение понятию «селекционный эффект».
19. Перечислите факторы, от которых зависит эффект селекции.

ВЛИЯНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКИХ И ПАРАТИПИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РЕЗУЛЬТАТЫ СКРЕЩИВАНИЯ

Цель: рассмотреть факторы, определяющие генетический прогресс стада.

Вопросы

1. Генетический прогресс и его источники.
2. Факторы, влияющие на результативность скрещивания.

1. Генетический прогресс и его источники

Главной задачей в развитии молочного скотоводства является повышение генетического потенциала по молочной продуктивности. Генетический прогресс можно определить как изменение хозяйственно-полезных признаков у животных только путем селекционных методов.

Генетический прогресс стада (ΔG) или в целом породы определяется следующими факторами:

- 1) наличием генетической изменчивости (C_v), выражаемой коэффициентом наследуемости (h^2);
- 2) точностью определения племенной ценности животных, отобранных для дальнейшего разведения (r_{Gp});
- 3) интенсивностью отбора (i);
- 4) количеством селекционируемых признаков;
- 5) интервалом между поколениями (L).

Такие признаки, как молочная продуктивность, живая масса и т. д., обусловлены влиянием многих генов, на которые, в свою очередь оказывает влияние внешняя среда.

Отношение доли изменчивости к общей изменчивости показывает наследуемость данного признака.

Наследуемость важнейших признаков в молочном скотоводстве находится на уровне 0,25–0,40, поэтому можно достичь значительного генетического прогресса путем селекции. При этом важное значение имеет точность отбора, которая зависит от показателя наследуемости. Она выражается корреляцией между племенной ценностью и фенотипическим показателем признака.

Точность отбора значительно повышается, если учитываются многие источники информации о пробанде и его родственниках.

Генетическое улучшение будет достигнуто в том случае, когда показатели отобранных животных для получения последующего поколения будут выше средних показателей по стаду. Превосходство этих животных над средними показателями популяции есть *селекционный дифференциал*. Насколько это превосходство будет значительным, зависит от интенсивности селекции.

При увеличении числа генетически не коррелирующих признаков интенсивность селекции снижается по сравнению с селекцией по одному признаку в соответствии с выражением $1/\sqrt{n}$, где n – число признаков.

Так, если относительная интенсивность селекции по одному признаку составляет 100%, то по двум – 71%, по четырем – 50% и т. д.

Рендел и Робертсон показали пути генетического прогресса, которые связаны с передачей генов из поколения в поколение через четыре родственные связи.

Генетический прогресс обусловлен следующими категориями племенных животных: с одной стороны, отцами производителей и коров (ОБ и ОК), с другой – матерями производителей и коров (МБ и МК).

Так как вклад в генетический прогресс отцов производителей составляет 33–46%, то через своих сыновей они оказывают огромное влияние на генетическое улучшение больших массивов молочного скота.

Главная опасность использования минимального числа производителей в качестве отцов будущих быков – это уменьшение генетической изменчивости и увеличение инбредной депрессии.

Матери быков также вносят большой вклад в селекционный эффект (24–49%). Отцы коров вносят в генетический прогресс по молочной продуктивности вклад 11–24%.

Установлено, что матери коров оказывают незначительное влияние на прогресс (4–9%), поскольку возможности их отбора ограничены.

Общее суммарное действие четырех источников генетического прогресса можно определить по формуле (Х. Шервальд, Х. Лангхольц)

$$\Delta G = I_{ОБ} + (1-a) * I_{ОК} + I_{МБ} + I_{МК} / L_{ОБ} + a L_{ОМ} + (1-a) L_{ОК} + L_{МБ} + L_{МК} - f * F_x * P / L,$$

где ΔG – генетический прогресс;
 I_{OB} – генетическое превосходство по удою отцов быков;
 I_{OK} – генетическое превосходство по удою отцов коров;
 I_{MB} – генетическое превосходство по удою матерей быков;
 I_{MK} – генетическое превосходство по удою матерей коров;
 L_{OM} – генетический интервал для отцов коров, не оцененных по потомству;
 L_{OB} – генетический интервал для отцов быков;
 L_{OK} – генетический интервал для отцов коров;
 L_{MB} – генетический интервал для матерей быков;
 L_{MK} – генетический интервал для матерей коров;
 f – инбредная депрессия молочной продуктивности на каждый процент повышения коэффициента инбридинга;
 F_x – коэффициент инбридинга;
 L – средний генерационный интервал для всех категорий племенных животных;
 a – доля активной части популяции, осемененная спермой проверенных быков.

В селекционных программах на основе математического моделирования определяют для каждой конкретной популяции оптимальное число и интенсивность отбора отцов и потенциальных матерей быков, ремонтных, проверенных и оцененных по потомству быков, банк спермы одного проверенного быка, долю популяции коров, осемененных проверенными быками и т. д. Все эти программы направлены на получение максимального генетического прогресса по молочной продуктивности и наибольшего экономического эффекта.

2. Факторы, влияющие на результативность скрещивания

Одним из важнейших факторов, влияющих на результаты скрещивания, является *качественное различие животных разных пород, участвовавших в скрещивании*.

Обычно это генетически обусловленные различия между породами (q) по признакам, которые можно установить в сопоставляемых условиях внешней среды. От них зависит продуктивность помесных животных в соответствии с долей генов улучшающей породы. Средний показатель продуктивности помесей двух пород можно выразить следующим образом:

$$BA = A + 1/2 q_{(B)} + h_{(AB)},$$

где BA – средний показатель помесей;

A – средний показатель животных исходной материнской породы;

$1/2 q_{(B)}$ – половина разности между животными родительских пород;

$h_{(AB)}$ – гетерозисный эффект.

Как видно, при отсутствии гетерозиса превосходство помесей над животными исходной родительской породы зависит полностью от половины разности животных родительских пород.

Результаты скрещивания зависят не только от генетической разности пород, но и от их сочетаемости, которая обусловлена неаддитивным действием генов. Однако далеко не все породы, а также линии внутри пород могут эффективно скрещиваться между собой и давать помесное потомство с желательными качествами. Только хорошо отселекционированные и проверенные на сочетаемость породы линии способны передавать при скрещивании свои ценные качества помесному потомству. Поэтому для практики животноводства очень важна оценка скрещиваемых пород по комбинативной изменчивости: чем она выше, тем выше гетерозис. Общую комбинативную способность можно до некоторой степени прогнозировать на основании данных о продуктивности чистых пород и их генетической разности. Специфическую комбинационную способность в молочном скотоводстве определить очень сложно.

Следующий фактор, оказывающий влияние на результаты скрещиваний, – *материнский и отцовский эффекты*.

Материнский эффект определяется цитоплазматической наследственностью, влиянием материнского организма как питательной среды на эмбрион. Для выявления материнского эффекта применяют *реципрокное скрещивание*.

В большинстве опытов по реципрокному скрещиванию пород молочного скота установлено заметное преобладание влияния материнской породы на наследование целого ряда хозяйственно полезных признаков (по удою, живой в массе телят при рождении, содержанию жира в молоке, промеров тела – глубина груди, длина туловища, высота в холке).

Результаты исследований показывают, что для скрещивания в качестве материнской должна выбираться та порода, животные кото

рой лучше приспособлены к местным условиям и обладают наименьшим количеством недостатков, так как организм матери оказывает большое влияние на качество потомства.

При скрещивании, помимо правильного выбора исходных пород, важное значение имеет *племенная ценность используемых производителей*.

Установлено, что отцовские эффекты носят исключительно генетический характер. Отсутствие гетерозиса по отдельным хозяйственно полезным признакам при межпородном скрещивании свидетельствует об аддитивности отцовского эффекта.

Современная наука о разведении животных исходит из главного принципа генетики – направление и эффективность отбора определяются взаимодействием организма со средой.

В сущности, наследуется не признак, а норма реакции на условия жизни, определяющаяся генами, поэтому при изменении среды один и тот же генотип реализуется по-разному.

Помеси, обладая комбинативной изменчивостью, значительно сильнее, чем чистопородные животные, реагируют на изменения окружающей среды, поэтому одним из главных факторов, определяющим результаты скрещивания, являются не только генетические особенности исходных пород, но и *условия кормления и содержания*.

Эффективность скрещивания находится в прямой зависимости от уровня и полноценности кормления как родителей, так и получаемого от них потомства на протяжении всей жизни. Например, неблагоприятные погодные условия угнетают молочную продуктивность. Была установлена зависимость жирномолочности и времени пережевывания корма (3,2 % – пережевываемость корма 21 мин, 3,5–3,9% – 31 и 47 мин).

Влияние условий среды на продуктивность и качественный состав молока особенно необходимо учитывать при проверке быков по качеству потомства в условиях межпородного скрещивания. В большинстве исследований при оценке быков в различных условиях среды ранговая корреляция бывает достаточно высокой. Однако в практике скотоводства можно привести примеры несовпадения результатов оценки быков в различных условиях среды, когда бык является улучшателем в одном стаде в другом оказывается нейтральным или ухудшателем. Наиболее часто с подобным явлением сталкиваются тогда, когда оценку быков проводят на недостаточном количестве дочерей при различных технологиях кормления и содержания, когда при сравнительной оценке продуктивности дочерей и сверстниц не

учитывают поправки на негенетические факторы: сезон отела, продолжительность сервис-периода, возраст коров при первом отеле и т. д.

В отношении целесообразности применения межпородного скрещивания там, где еще не созданы надлежащие условия кормления, нет однозначного мнения. Одни исследователи считают, что в таких условиях межпородное скрещивание проводить не нужно, другие, в частности Л.К. Эрнст, предполагают, что, не ожидая изменения условий, за счет комбинации пород можно создавать новые генотипы с высоким генетическим потенциалом, который будет реализовываться по мере улучшения кормовых факторов. Многолетняя история животноводства показывает, что генетическое совершенствование животных проходило и будет идти намного быстрее, чем улучшение условий среды.

Таким образом, на результативность скрещивания оказывают влияние разные факторы как генетические, так и паратипические. Даже при сочетании высокоценных генотипов и получении высокоценного, с генетической точки зрения, потомства для реализации генетического потенциала необходимы соответствующие условия кормления и содержания.

Контрольные вопросы

1. Какими факторами определяется генетический прогресс стада?
2. Дайте определение термину «селекционный дифференциал».
3. Какими категориями животных, по мнению Рендела и Робертсона, обусловлен генетический прогресс? Укажите вклад в генетический прогресс отцов производителей, матерей быков, отцов коров и матерей быков.
4. Приведите формулу Шервальда и Лангхольца об общем суммарном действии источников генетического прогресса.
5. Назовите факторы, оказывающие влияние на результативность скрещивания.
6. Какой вид скрещивания надо применить, чтобы определить материнский эффект?
7. Какие породы и почему выбирают в качестве материнской при скрещивании?
8. Объясните, почему помесные животные сильнее реагируют, чем чистопородные, на изменения условий среды.
9. Приведите примеры зависимости эффективности скрещивания от паратипических факторов.

ГЕТЕРОЗИС И ИНБРИДИНГ В СЕЛЕКЦИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Цель: рассмотреть теории гетерозиса, возможность поддержания гетерозиса в ряде поколений, влияние инбридинга на жизнеспособность и продуктивность сельскохозяйственных животных.

Вопросы

1. Теории гетерозиса.
2. Селекция животных на гетерозис.
3. Инбридинг и инбредная депрессия.

1. Теории гетерозиса

На основе достижений экспериментальной генетики для объяснения причин гетерозиса было предложено несколько теорий. Рассмотрим некоторые из них.

Согласно **теории доминирования** (Давенпорт, Джонс) гетерозис обусловлен накоплением и суммированием полезных доминантных неаллельных генов. Под влиянием отбора благоприятные гены становятся доминантными и полудоминантными, а неблагоприятные – рецессивными.

Эта теория связывает гетерозис с тремя эффектами доминантных генов:

- 1) подавляющим действием на вредные рецессивные аллели;
- 2) аддитивным эффектом генов;
- 3) эпистазом.

Исчезновение гетерозиса в последующих генерациях считается неизбежным, так как при образовании половых клеток у гибридных родителей хромосомы с этими генами оказываются в разных дочерних клетках.

Гипотеза сверхдоминирования (Шелл, Ист) предполагает, что внутриаллельные комплементарные взаимодействия генов приводят к повышенному развитию признака, т. е. происходит дополнение одного аллеля другим ($A+B > AA$ или $A+a > AA$). Главное возражение против этой гипотезы заключается в том, что она не дает детального объяснения причин инбредной депрессии.

Гипотеза генетического баланса (Добржанский) объясняет эффект гетерозиса сложным взаимодействием неаллельных генов и изменением баланса генов при повышении гетерозиготности организмов.

В последние годы большую популярность завоевывает **биохимическая теория гетерозиса**, предложенная английским генетиком И.Б. Холденом. Согласно этой теории, скрещивание отличающихся друг от друга форм приводит к увеличению гетерозиготности по мутациям, прекращающим синтез белка, и мутациям, несколько изменяющим этот синтез. В результате в гибридном организме происходит обогащение биохимических процессов в клетках и тканях, следствием чего является повышение жизнеспособности гибридов.

По мнению И.М. Лернера и Х.П. Дональда, гетерозис может быть следствием того, что хромосомные комплексы, полученные от каждого из родителей, происходят от популяций различного происхождения. Не имеет значения, вызван ли гетерозис сверхдоминированием по одному локусу, комбинированным доминированием по многим локусам либо другими причинами. Спорным могут быть лишь некоторые детали этого объяснения, но общий принцип заключается в том, что для достижения гетерозиса необходимо сочетание гамет различного происхождения, сохраняет свое значение.

Таким образом, гетерозисные эффекты обусловлены неаддитивными аллельными и неаллельными взаимодействиями генов, обеспечивающими неполное доминирование, доминирование, сверхдоминирование, эпистаз, сцепление полигенных систем.

Эффект гетерозиса проявляется в том случае, если у помесей значение признаков больше среднего значения соответствующих признаков у родителей. Его можно выразить формулой

$$F_1 > P_1 + P_2 / 2,$$

где F_1 – средняя величина признака у помесей первого поколения;

P_1 и P_2 – средняя величина признака у первой и второй родительских пород.

Гетерозис полностью отсутствует, если скрещиваемые животные популяции не отличаются по генным частотам. Максимальный эффект гетерозиса проявляется в том случае, когда в первой родительской популяции частота гена $p=1$, а $q=0$, а во второй популяции $q=1$, а $p=0$.

В животноводстве имеется ряд примеров, когда гетерозис обусловлен гетерозиготностью всего лишь по одной паре аллелей. Например, у гомозиготных животных герефордской породы наличие рецессивного гена d вызывает карликовость. Эти животные характеризуются большим раздутым животом, короткими ногами, понижен-

ной жизнеспособностью и скоростью роста. У гетерозигот Dd – скорость роста значительно выше средней скорости нормальных и карликовых животных.

Большой вклад в теорию гибридизации внес Д. Диккерсон. Он разграничил *общий гетерозис* (*ht*) на *индивидуальный* (*hl*), *материнский* (*hm*) и *отцовский* (*hp*). Материнский и отцовский гетерозисы связаны с использованием помесных матерей и отцов в системах скрещиваний. Одновременно впервые показана роль рекомбинантных потерь (*r*) у гибридов, полученных от различных систем скрещивания. При этом он исходил из того, что под действием длительного внутривидового разведения у чистопородных животных стабилизируется благоприятная комбинация генов, базирующихся на эпистатической доминантности.

Рекомбинантный эффект связан с образованием новых комбинаций в гаметах гибридных родителей в результате расщепления аллельных пар в ходе мейоза и кроссинговера. Этот эффект противоположен гетерозисному. Он нарушает линейную зависимость между гетерозисом и степенью гетерозисности.

Формы проявления гетерозиса могут быть различными. В практике животноводства очень редки случаи, когда гибриды превосходили своих родителей в отношении всех хозяйственно полезных признаков. Чаще всего они превосходят по отдельным признакам или группе признаков, а по остальным могут занимать промежуточное положение.

Х.Ф. Кушнер выделил пять основных форм проявления гетерозиса по полезным признакам:

1) гибриды и помеси F_1 превосходят своих родителей по живой массе и жизнеспособности;

2) F_1 по живой массе занимают промежуточное положение, но заметно превосходили родителей по плодовитости и жизнеспособности;

3) превосходство F_1 по конституциональной крепости, долголетию физической работоспособности при полной или частичной утере плодовитости;

4) каждый отдельно взятый признак ведет себя по промежуточному типу наследования, а в отношении конечной продукции наблюдается типичный гетерозис;

5) гибриды не превосходят по продуктивности лучшую родительскую форму, но имеют более высокий уровень, нежели среднеарифметический показатель обоих родителей.

Наиболее полно изучены и широко используются гетерозисные эффекты в мясном скотоводстве при скрещивании специализированных мясных пород между собой, а также с молочными и молочно-мясными породами. В молочном скотоводстве опытов по скрещиванию проведено много. Эффект гетерозиса колеблется от 2,9 до 8,2 % (по молочной продуктивности), по репродуктивным качествам в среднем 3,2 %, например, эффект гетерозиса установлен при скрещивании животных: тагильскаяхостфризская – F_1 – 22 %; тагильскаяхсимментальская – 12,5 %; белоголовая украинскаяхсимментальская – 16,3 %; черно-пестраяхголландская – 5,8 %. В этих опытах помеси превосходили исходные родительские формы как по удою, так и по выходу молочного жира.

Анализируя результаты скрещивания молочных пород, П.Н. Прохоренко и Ж.Г. Логинов пришли к выводу, что гетерозис по удою проявляется при скрещивании хорошо отселекционированных пород, имеющих сравнительно одинаковые направления продуктивности. Однако продуктивность молочного скота неразрывно связана с плодовитостью, жизнеспособностью, долголетием, а наследуемость их очень низкая. По перечисленным признакам при скрещивании животных молочных пород значительную роль играют неаддитивные факторы, в результате чего и проявляется гетерозис.

Таким образом, нельзя сказать, что какая-то из приведенных теорий гетерозиса является абсолютно неприемлемой или, наоборот, единственно правильной. Работа в этом направлении имеет дальнейшие перспективы.

2. Селекция животных на гетерозис

Селекция на получение эффекта гетерозиса непосредственно связана с теорией и практикой племенного отбора и подбора.

Для этих целей можно применять реципроктное скрещивание (Н.Ф. Ростовцев), сущность которого заключается в следующем: самок и самцов одной породы спаривают с животными другой породы и в обеих породах отбирают тех маток и производителей, потомство которых имело наиболее выраженный гетерозис. В дальнейшем от отобранных самок получают чистопородное потомство, которое скрещивают с животными других пород и вновь отбирают на племя животных с наиболее ярко выраженным гетерозисом. От них снова получают чистопородное потомство. Реципроктное скрещивание по-

род ведут до тех пор, пока не будет достигнут максимальный эффект гетерозиса.

Различают типы гетерозиса:

Истинный, при котором интересующий нас признак у помесного потомка превышает наиболее сильно выраженный признак у одного из родителей.

Гипотетический гетерозис – при межпородном скрещивании гетерозисный эффект, как правило, проявляется превосходством у помесей среднего значения продуктивности родителей.

Относительный гетерозис – при котором продуктивность F_1 превышает показатели только худшей родительской формы.

Для определения величины гетерозиса применяют формулы:

истинный

$$И = \frac{Пп-г}{Пл} \times 100 - 100;$$

гипотетический

$$Г = \frac{Пп-г}{0,5(Пм+По)} \times 100 - 100;$$

относительный

$$О = \frac{Пп-г}{Пм} \times 100 - 100,$$

где Пп-г – признак помеси или гибрида;

Пл – признак лучшей породы или линии;

По – признак отцовской породы или линии;

Пм – признак материнской породы.

Н.П. Дубинин предложил эффект гетерозиса рассчитывать по формуле

$$ЭГ = \frac{Б-А}{(Б_1-A_1)+(Б_2-A_2):2} \times 100,$$

где ЭГ – эффект гетерозиса;

Б – масса или другой показатель на конец периода (кг, см);

А – масса или другой показатель на начало периода;

Б₁ и Б₂ – масса или другой показатель чистопородных сверстников разных пород на конец периода;

А₁ и А₂ – масса или другой показатель чистопородных сверстников разных пород на начало периода.

Положительный эффект гетерозиса считается в том случае, если помеси превосходят чистопородных сверстников не менее чем на 10–15%. Если нет возможности сравнивать помесных животных с общи-

ми родительскими породами, то положительные результаты, получаемые при скрещивании, называются *эффектом скрещивания*.

На эффективность и формы гетерозиса сельскохозяйственных животных оказывает влияние среда, в которой находятся как родительские формы, так и их потомство.

Таким образом, селекция на гетерозис является основной задачей селекционеров, занимающихся селекцией и разведением сельскохозяйственных животных.

3. Инбридинг и инбредная депрессия

Все системы племенного разведения животных основаны на инбридинге. Родственные спаривания необходимы для того, чтобы генетически закрепить желательные признаки, т. е. добиться гомозиготности по генам которые их определяют.

Ряд ученых отмечает, что приспособленность гомозигот ниже приспособленности гетерозигот. А так как гомозиготность линейно связана с инбридингом, то инбредные животные являются менее приспособленными по сравнению с аутбредными.

Инбридинг имеет большое значение прежде всего для получения высококлассных препопотентных производителей-улучшателей. Н.З. Басовский и Е.К. Меркурьева указывали, что по результатам оценки быков по качеству потомства наибольшее количество улучшателей получено на основе именно родственного спаривания.

Наиболее ценными были те производители, в родословных которых отмечался многократный умеренный инбридинг на ограниченное количество выдающихся предков. Однако использование инбридинга в племенной работе должно строго контролироваться, чтобы не возникла инбредная депрессия.

Обычно случаи применения инбридинга устанавливают по родословным животных. Если в родословной со стороны матери и отца в пределах первых пяти рядов предков встречается одно и то же животное (или несколько животных), то считают, что данное животное (пробанд) получено путем применения инбридинга. Если в материнской и отцовской частях родословной пробанда в пяти рядах нет общих предков или они встречаются с учетом шестого и более далеких рядов, то пробанд является аутбредным.

Инбридинг на одного предка называют *простым*, а на двух и более – *сложным* или *комплексным*.

Исходя из этого, различают следующие степени инбридинга: **кровосмешение (I-II, II-I, I-III, III-I, II-II); близкое родственное спа-**

ривание (II-II, III-II, III-III, II-IV, IV-II, I-IV, IV-I); **умеренное родственное спаривание** (III-IV, IV-III, IV-IV, I-V, V-I). Более далекие степени родственных спариваний относятся к **отдаленному инбридингу**, который, как правило, не учитывается. Самым тесным случаем кровосмешения является спаривание однопометных животных. Спаривание матери с сыном считается более тесным, чем отца с дочерью.

С развитием генетики появляется множество экспериментальных работ, посвященных изучению инбридинга, предпринимаются попытки дать научное объяснение инбредной депрессии и гетерозису. Так как инбридинг является приемом, связанным с определенным риском, то к его применению надо относиться осторожно и прибегать только в том случае, если требуется решить конкретные селекционные задачи.

Так как в генетическом отношении инбридинг ведет к возрастанию гомозиготности, то инбредные животные более препотентны по сравнению с аутбредными, т. е. более стойко передают свои качества потомкам. Обычно при инбридинге стремятся получить животных, более сходных с теми выдающимися предками, на которых применяется инбридинг. Но выдающиеся предки могут быть и часто бывают гетерозиготными по целому ряду генов, что и является одной из причин их ценных качеств. При применении более тесных степеней инбридинга у потомков гены переходят в гомозиготное состояние, поэтому расщепление генотипа ценного предка на отдельные гомозиготные комбинации доминантных и рецессивных генов ведет к появлению генетически более однородных, но различающихся между собой животных. Важно держать под контролем, с одной стороны, процесс нарастания гомозиготности и с другой – генетическое сходство между выдающимся предком и его потомками, определяющееся долей общих для потомка и предков генов, независимо от того, в каком состоянии они находятся – гомозиготном или гетерозиготном.

При тесных степенях инбридинга гомозиготность и генетическое сходство сильно возрастают, по мере уменьшения степеней инбридинга возрастание гомозиготности замедляется в большей степени, чем возрастание генетического сходства между пробандом и его выдающимся предком. В силу этих причин кровосмешение и близкородственное спаривание не ведут к закреплению признаков, как это многие считают, а повышают изменчивость – от получения в отдельных случаях выдающихся животных до появления различных животных, имеющих значительные отклонения в развитии (уродств, дефектов и т. д.). При тесных родственных спариваниях повышенная из-

менчивость связана с обеднением наследственности (является следствием гомозиготации уже имеющегося генного материала), а при скрещивании – с ее обогащением (гетерозиготностью и увеличением числа генных комбинаций). В результате приспособленность инбредных животных к условиям среды снижается, а у помесей – возрастает.

Тесные степени инбридинга применяют для получения животных с новыми качествами. Такая необходимость возникает на начальных этапах выведения новых пород, а также иногда в случаях разведения по линиям, когда стремятся получить что-то новое при чистопородном разведении, не прибегая к использованию животных других пород. В отдельных случаях в целях получения уникальных по своей ценности животных, которым невозможно найти достойных партнеров, для сохранения имеющихся качеств вынужденно прибегают к спариванию их с близкими родственниками, чтобы, как выражался Е.А. Богданов, основа их ценной наследственности не разбилась на куски. Тесный инбридинг на выдающегося предка, особенно комплексный инбридинг на двух или нескольких высокоценных животных, предварительно уже испытанных в инбредных спариваниях, часто дают желательные результаты.

Умеренный инбридинг способствует консолидации наследственности, закреплению признаков выдающихся особей прежде всего из-за превалирования процесса возрастания генетического сходства и ослабления инбредной депрессии. Более высокое возрастание генетического сходства (если величина возрастания гомозиготности та же) наблюдается при асимметричных степенях родственных спариваний по сравнению с симметричными, например, I-III, I-IV, II-IV или I-V, II-V против соответственно II-II, II-III или III-II, III-III, III-IV или IV-III, а также при использовании в подборе лишь одного инбредного партнера (0-II, III; 0-III, IV и т. д.). Это необходимо учитывать при планировании проведения инбридинга.

Существенному возрастанию генетического сходства пробанда с выдающимся предком способствуют и многочисленные отдаленные инбридинги на него, когда этот выдающийся предок встречается многократно в четвертом и более далеких рядах предков.

Умеренные степени инбридинга служат хорошим средством закрепления наследственности выдающихся животных, особенно при разведении по линиям. Во всех случаях инбридинг должен применяться на конституционально крепких животных и сопровождаться жестким отбором, браковкой всего ослабленного потомства. Особей, предназначенных для спаривания, желательно выращивать и содержать в различающихся, но благоприятных условиях.

Иногда применяют *интербридинг*, сущность которого заключается в том, что потомков выдающихся животных в ряде поколений используют в разных хозяйствах, часто находящихся в различных климатических условиях, а затем возвращают в первоначальное хозяйство, где их используют в родственных спариваниях. Лучшие результаты получаются в тех случаях, когда для получения инбредного потомства прибегают, по возможности, к разнородному подбору животных по второстепенным признакам.

Инбредные животные более чувствительны к различным условиям внешней среды, более требовательны к ним, поэтому для сохранения их жизнеспособности необходимо часто создавать особые, как писал Д.А. Кисловский, деликатные, благоприятные в деталях условия. Д. Лесли (1982), например, считает, что наряду с изучением физиологических причин последствий инбридинга необходимо специально исследовать и потребность инбредных животных в питательных веществах.

Иногда, как мы уже и говорили, в результате инбридинга возникает инбредная депрессия, которая, например, у крупного рогатого скота проявляется в ослаблении конституции, снижении продуктивности, половой функции, жизнеспособности, приспособляемости, скороспелости, долголетия, устойчивости к заболеваниям, уродстве.

Исследования, проведенные многими учеными на разных видах животных, свидетельствуют, что большинство признаков, на которые сильнее всего сказывается инбридинг – депрессия, отличается низкой наследуемостью. Разные популяции в пределах одной и той же породы не одинаково реагируют на инбридинг. Степень инбредной депрессии разная и это объясняется различной исходной гетерозиготностью популяций, обуславливающие более высокую жизнеспособность, породность и крепость конституции.

Больше всего от вредных последствий инбридинга страдают свиньи, лошади и птицы. Генетики установили наличие в организме летальных генов и их обычное рецессивное состояние. В связи с резким возрастанием при инбридинге гомозиготности увеличивается вероятность перехода таких генов в гомозиготное состояние, что приводит к появлению этих аномалий.

У крупного рогатого скота при инбридинге имеет место более 90 гомозиготных леталей, уродств и аномалий. У свиней зарегистрировано 60 аномалий, у овец – 90, лошадей – более 15, у кур – более 50. При инбридинге часто происходит потеря аллелей, кроме важных для жизнеспособности животных и их породных качеств.

Опасен стихийный инбридинг, когда используется ограниченное число быков-производителей.

О.А. Иванова и В.Ф. Красота установили, что бессистемный инбридинг на бестужевского быка Наполеона 1 и его сыновей привел к значительному возрастанию процента мертворождений и уродливых телят, увеличению заболеваемости молодняка.

Рецессивные летальные гены могут быстро распространяться в стаде и породе при интенсивном использовании инбредных производителей.

Инбридинг оказывает влияние на популяционно-генетические параметры селекционных признаков (наследуемость, повторяемость, сопряженность и др.). Кроме того, он оказывает существенное влияние на такие важные качества молочного скота, как переваримость и использование питательных веществ корма, оплату корма продукцией, на характер обмена веществ, интенсивность роста, развитие молодняка, на некоторые морфофизиологические и биохимические показатели.

Поэтому селекционерами разработаны специальные меры борьбы с инбредной депрессией, которые включают:

прекращение тесного инбридинга в стаде и переход к неродственному спариванию и гетерогенному подбору;

ужесточение отбора животных по крепости и конституции.

Таким образом, при селекции необходимо осторожно применять инбридинг чтобы не допустить инбредной депрессии.

Контрольные вопросы

1. Расскажите, в чем состоит суть теории доминирования.
2. Расскажите, в чем состоит суть теории сверхдоминирования.
3. Расскажите о теории генетического баланса.
4. Расскажите, в чем заключается биохимическая теория гетерозиса.
5. Какие формы гетерозиса были предложены Х.Ф. Кушнером, в чем состоит их суть?
6. С какой целью в селекции животных применяют реципроктное скрещивание?
7. Дайте характеристику типам гетерозиса.
8. Объясните, чем истинный гетерозис отличается от гипотетического и относительного.
9. Приведите формулу для расчета гетерозиса, предложенную Н.П. Дубининым.
10. Дайте определение термину «*эффект скрещивания*».
11. Дайте определение терминам «*инбридинг*» и «*инбредная депрессия*».
12. С какой целью в селекции применяют инбридинг?
13. В чем заключается интербридинг?

14. В чем состоит опасность бесконтрольного инбридинга, приведите примеры.

СЕЛЕКЦИЯ СКОТА ПО ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНЫМ СПОСОБНОСТЯМ

Целью данной темы является ознакомление с методами анализа воспроизводительной способности коров и быков-производителей.

Вопросы

1. Методы генетико-математического анализа признаков воспроизводительной способности молочного скота.

2. Оценка и отбор коров по воспроизводительной способности.

2.1. Изменчивость и наследуемость основных признаков воспроизводительной способности.

2.2 Зависимость между воспроизводительной способностью коров и уровнем их продуктивности.

2.3. Генетические аспекты нарушений воспроизводительной способности коров.

3. Методы оценки и отбора быков по их воспроизводительной способности.

3.1. Оценка и отбор быков по фенотипу.

3.2. Оценка быков по генотипу.

3.3. Корреляция между основными показателями воспроизводительной способности быков.

1. Методы генетико-математического анализа признаков воспроизводительной способности молочного скота

В животноводстве среди селекционируемых признаков одним из важнейших является воспроизводительная способность животных. В молочном животноводстве воспроизводительная функция скота характеризуется не только с точки зрения размножения, но и как физиологически необходимый процесс для повышения молочной продуктивности животных.

Нарушение воспроизводительной функции ведет к снижению не только плодовитости скота, но и его молочной продуктивности. Отбор и оценку скота по молочной продуктивности следует проводить с учетом его воспроизводительной способности, так как при этом мож-

но более точно определить рентабельность животноводства и оценить количественный и качественный рост популяции.

Воспроизводительную способность скота можно повысить за счет улучшений условий кормления, содержания и ветеринарного обслуживания, совершенствования техники искусственного осеменения, применения фармакологических средств для регулирования половой функции, а также путем селекции.

Основными условиями для проведения успешной селекции по какому-либо признаку являются генетическое разнообразие популяции и возможность отбора по этому показателю.

Для правильной организации селекционной работы с учетом воспроизводительной способности скота необходимо учитывать закономерности изменчивости и наследуемости, основных параметров этого признака: количество, качество и оплодотворяющую способность семени быков, число осеменений на одно зачатие, количество нормальных отелов и т. д. Значение характера и степени наследственной обусловленности функций размножения может существенно помочь в практической работе по повышению молочной продуктивности и плодовитости.

Изучение генетических закономерностей, происходящих в больших совокупностях животных, – самостоятельный раздел генетики, получивший название генетики популяции.

Популяция – совокупность особей вида, занимающих определенную территорию и различающихся по фенотипическим и генотипическим свойствам, возникшим в процессе эволюции.

Применение методов генетики популяций позволяет селекционеру изучить концентрацию генов, выявить причины изменения генетической структуры и проанализировать уровень развития признака в популяции.

Для проведения генетического анализа зоотехник-селекционер должен ясно представлять закономерность наследования признаков.

Жизнь животного начинается не с момента рождения, а с момента слияния яйцеклетки и сперматозоида, образовавшаяся зигота, содержащая двойной набор хромосом, и представляет собой генотип нового животного.

В результате действия генов и факторов среды образуется фенотип животного. Выявление связи между генотипом и фенотипом представляет важную задачу современной селекции, так как племенная ценность животных определяется его генотипом.

Материальная связь между поколениями осуществляется генами, которые расположены в хромосомах половых клеток. Каждый потомок получает от своих родителей по одной из двух гомологичных хромосом. Отцовские и материнские хромосомы в гаметах могут комбинироваться различным способом. Если гаплоидное число хромосом n , то возможны 2^n комбинаций. У крупного рогатого скота 30 пар хромосом, а следовательно, возможность комбинаций материнских и отцовских хромосом около миллиарда (2^{30}).

Объединенные усилия генетиков, биохимиков и физиков позволили понять действие механизмов, с помощью которых генетическая информация кодируется для передачи из поколения в поколение, определяя во взаимодействии с внешней средой природу организма. Результаты исследований показывают, что генетический код всегда заключен в последовательности расположения нуклеотидов в молекулах ДНК, входящей в состав хромосом. Молекулы РНК синтезируются в ядре под влиянием ДНК таким образом, что они сохраняют последовательность, соответствующую основным первоначальным парам нуклеотидов. Эти молекулы РНК затем мигрируют в цитоплазму, где контролируют процесс белкового синтеза, обеспечивая включение аминокислот в структуру белковой молекулы в строгой последовательности. Эти факторы лежат в основе концепции о заболеваниях, вызванных нарушением последовательности расположения нуклеотидов в молекулах ДНК. Концепция таких заболеваний может быть распространена и на врожденные уродства.

Можно выделить качественные и количественные признаки воспроизводительной способности. К качественным признакам, отражающим лишь два класса оценки, например, нормальный плод и плод с уродством, относят наследственные дефекты или врожденные уродства. Такие признаки обусловлены действием одного гена, вследствие чего они получили название *моногенных признаков* (см. Введение в теорию селекции). Как известно, гены, представляющие участок двойной спирали ДНК, управляют формированием признаков. Причем каждый ген занимает определенное место в хромосоме. Свое действие ген осуществляет в разных формах.

В каждой большой популяции имеются животные, у которых в хромосомах в определенных локусах расположены аллели, обуславливающие у их носителей более или менее выраженные дефекты или, в крайних случаях, приводят их к гибели. Погибают те животные, у которых дефектные аллели встречаются в гомозиготном состоянии,

если дефектный ген действует как простой рецессивный признак. Гены, вызывающие гибель их носителей, называют *летальными*. Швейцарский ученый Хадорн разделил менделирующие единицы по степени их пенетрантности: 1) **летальные** гены – 100%-я гибель организмов; 2) **сублетальные** (полулетальные) – обуславливают гибель организмов в 50–99% особей; 3) **субвитальные** – вызывающие гибель организмов менее 50% особей.

В условиях широкого использования искусственного осеменения опасность распространения летальных генов, обуславливающих снижение плодовитости или вызывающих бесплодие животных, значительно возрастает за счет интенсивного использования ограниченного числа производителей. Мы об этом говорили, когда рассматривали вопросы об инбридинге и инбредной депрессии.

Поэтому в настоящее время важной задачей в условиях широкого использования искусственного осеменения является выявление производителей, гетерозиготных по нежелательному гену. Если ген рецессивен, то выявить гетерозиготного быка можно только с помощью испытания по потомству, т. е. необходимо воспользоваться скрещиванием проверяемого производителя с заведомо гетерозиготными по нежелательному гену коровами или провести скрещивание его с собственными дочерьми (анализирующее скрещивание).

Для того чтобы перейти к конкретной оценке производителя по наличию летального рецессивного гена, необходимо рассмотреть частоту генов в популяции.

Представим систему генов с аллелями A и a . Обозначим частоту генов через p (A) и q (a). Сумма частот генов в популяции равна 1, т. е. $p + q = 1$. Чтобы выяснить распределение генотипов популяции, надо знать концентрацию (частоту) генов. Частота гамет с геном A составляет p и частота гамет с геном a – q , поэтому в зависимости от частот отдельных генов в популяции складывается определенное соотношение генотипов и фенотипов. Зная это соотношение, можно определить частоты генов. При случайном спаривании животных в потомстве образуется три генотипа. Результаты можно иллюстрировать схемой:

Яйцеклетка	Сперматозоид	
	$p A$	$q a$
$p A$	$p^2 AA$	$pq Aa$

q^2aa $pqAa$ p^2AA

Типы генотипов распределяются следующим образом: $p^2AA : 2pqAa : q^2aa$. В больших популяциях при отсутствии отбора концентрации генов и частота генотипов из поколения в поколение остаются постоянными. Эта генетическая закономерность популяций известна как закон Харди-Вайнберга. Согласно этому закону популяция находится в состоянии генетического равновесия, которое характеризуется формулой $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$. **Закон Харди-Вайнберга** можно сформулировать следующим образом: *популяция находится в генетическом равновесии в том случае, если произведение коэффициентов гомозиготности равно квадрату половине гетерозиготной $p^2q^2=(pq)$.*

В популяциях крупного рогатого скота проходит выбраковка рецессивов, обуславливающих наследственные дефекты и аномалии. Следовательно, отбор направлен против рецессивов. Однако в популяциях остаются гетерозиготы, которые фенотипически не проявляют дефектов. При спаривании таких фенотипически нормальных животных происходит расщепление генов, в результате чего выщепляются гомозиготные рецессивы с наследственными дефектами. Особую опасность в условиях крупномасштабной селекции представляют гетерозиготные производители, которые могут быстро увеличить и распространить в популяции летальные гены. Поэтому в практической селекции встает важный вопрос разработки эффективных методов, позволяющих определить генотип быков по нежелательным генам.

Шведский генетик И. Иогансон (1955) предложил метод испытания быков на нежелательные аллели. При этом методе производители одновременно оцениваются по продуктивным качествам потомков. В таблице 3 показано для разных уровней значимости при определенной частоте аллели (q) минимальное число потомков для выявления гетерозиготного быка.

Из таблицы видно, что предлагаемый метод в практической селекции будет эффективным, если концентрация нежелательного аллеля в популяции не ниже 0,10, так как в противном случае потребуется большее число потомков на быка.

Таблица 3– Необходимое число потомков для выявления быков на наличие рецессивных генов в зависимости от частоты генов нежелательной аллели

q	Уровень значимости (p)		
	0,05	0,01	0,001
0,02	303	465	698
0,05	124	191	286
0,10	64	99	149
0,20	35	53	80
0,30	34	38	56

Рассмотрим пример: в популяции насчитывается 10 000 коров, которые искусственно осеменяются спермой 10 быков. Установили, что 99 телят, полученных от 10 000 коров, имеют водянку головы, т. е. частота появления телят с дефектом составляет 0,0099. Поскольку телята происходили от фенотипически нормальных родителей то, очевидно, признак водянки головы обусловлен рецессивным геном, по которому родители были гетерозиготны. Чтобы выявить гетерозиготного быка, нужно определить частоту гена (q). Так как доля потомков с рецессивным геном составила в популяции 0,0099 то $q = \sqrt{0,0099} = 0,099 = 0,1$.

В соответствии с таблицей для достоверного выявления гетерозиготного быка по рецессивному гену необходимо от него получить минимум 64 потомка. Если среди 64 потомков выявится животное, у которого обнаружится водянка головы, можно считать, что при уровне значимости 0,05 бык является носителем рецессивного летального гена.

Таким образом, генетическую структуру популяции по качественным признакам воспроизводительной способности можно определить по частотам генов в популяции и предсказать соотношение генотипов и фенотипов в ней.

Значительно сложнее провести генетический анализ количественных признаков. Если при изучении альтернативной изменчивости мы имеем дело с прерывистым варьированием, то при анализе количественных признаков встречаемся с непрерывной изменчивостью. Формирование таких признаков находится под контролем большого числа генов, причем действие генов в значительной степени зависит от условий среды. К количественным признакам с непрерывной из-

менчивостью у производителей можно отнести: объем эякулята, количество сперматозоидов, резистентность, выживаемость, интенсивность дыхания и другие. У коров признаками с непрерывной изменчивостью являются межотельный период, возраст при первом отеле, сервис-период, продолжительность стельности и т. д.

Для изучения наследования количественных признаков необходимо применение математических методов.

В популяции распределение животных по количественному признаку с непрерывной изменчивостью соответствует так называемой кривой нормального распределения. Основными параметрами, характеризующими это распределение, являются средние величины ($\bar{X}$) и среднее квадратическое отношение (σ). С техникой вычисления параметров вариационной кривой познакомимся на практических занятиях.

На разнообразие количественных признаков воздействуют многие факторы. Чтобы установить степень влияния различных факторов на изменчивость популяции, используют квадрат стандартного отклонения σ^2 (варианса или дисперсия). Стандартное отклонение положено в основу дисперсионного анализа. С его помощью можно рассчитать, какая часть общей фенотипической изменчивости определяется генотипом животных и какая – влиянием среды. Поскольку генотип животных одного и того же вида не одинаков, они по-разному реагируют на внешние условия. Отсюда следует, что один и тот же генотип в зависимости от условий развития организма может реализоваться по-разному. Это и создает то бесконечное разнообразие форм, которое делает возможным отбор и подбор.

Если все негенетические факторы причислить к влиянию внешней среды, включая физиологическое состояние животных, то фенотипическую изменчивость признака можно выразить в виде следующего уравнения

$$\Sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2,$$

где σ_p^2 – общая фенотипическая варианса;
 σ_G^2 – генотипическая варианса;
 σ_E^2 – средовая варианса.

Генотипическая варианса включает компоненты аддитивной вариансы (σ_A^2), вариансы доминирования (σ_D^2) и эпистаза (σ_I^2). Как показали исследования, доминирование и эпистаз в генетической изменчивости количественных признаков с непрерывной изменчиво-

стью принимают незначительное участие. Основная вариация в популяции создается за счет аддитивного действия генов, детерминирующих данный количественный признак. Поэтому в селекции животных используется в основном аддитивная генетическая изменчивость (σ^2_A).

Для генетического улучшения популяции основное значение имеет отбор, основанный на оценке генотипа животных. Поэтому при планировании племенной работы необходимо знать относительные доли влияния генотипа и среды на изменчивость признака. При этом очень важно выявить относительное значение генетической доли вариации в общей фенотипической изменчивости. Отношение генетической (аддитивной) вариации к фенотипической называется *коэффициентом наследуемости* $h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_P$. С. Райт разработал метод анализа причинно-следственных связей, получивший название *метода коэффициентов путей*.

Согласно этой методике, отношение генетической вариации к фенотипической представляет собой квадрат путевого коэффициента между генотипом и фенотипом (h), и поэтому символ наследуемости возведен в квадрат (h^2).

Исходя из определения наследуемости можно установить, что аддитивные стандартные отклонения выражаются путем произведения $\sigma_A = h * \sigma_P$, где σ_P – фенотипическое стандартное отклонение, например, если в стаде наследуемость возраста первого отела составляет $h^2 = 0,1$, а $\sigma_P = 10$, то генетическое стандартное отклонение составит $\sigma_A = 0,32 * 10 = 3,2$.

Так как коэффициент наследуемости выявляет связь между генотипом и фенотипом, то он используется для определения племенной ценности животных и для прогноза результатов селекции. Высокое значение коэффициента наследуемости признака указывает на эффективность массового отбора, то есть отбора по фенотипу; низкое – свидетельствует о небольшом участии генетических факторов в формировании признака и ориентирует селекционера на применение сложных селекционных методов, основанных на оценке генотипа животных.

Таким образом, изучение наследуемости является важнейшей задачей популяционной генетики и имеет большое значение в селекционной работе.

Наследуемость можно определять тремя методами:

1) на основе фенотипического сходства между родственниками;

2) путем сравнения изогенных линий с панмиктической популяцией;

3) по результатам селекционных опытов.

Практическое значение имеет только первый метод. Мерой сходства родственников служит корреляция между ними или регрессия потомства на родителей.

Степень родства между родителями и потомством, если они не инбридированы, составляет 0,5.

Следовательно, часть регрессии дочерей на матерей по селекционируемому признаку, который обусловлен аддитивным эффектом генов, составляет $0,5(\sigma_A^2/\sigma_P^2)$. Тогда регрессия (b) дочерей на матерей составит $b_{D/M} = 0,5(\sigma_A^2/\sigma_P^2)$. Следовательно, $h^2 = 2 b_{D/M}$, так как мы уже отмечали выше, что отношение дисперсий σ_A^2/σ_P^2 выражает наследуемость признака.

Другие методы, позволяющие установить степень генотипической изменчивости между родственными группами, основаны на использовании дисперсионного анализа. В таблице 4 приведена схема однофакторного дисперсионного анализа.

Таблица 4 – Схема дисперсионного анализа

Источник изменчивости	Сумма квадратов SS	Степень свободы df	Средний квадрат mS
Между группами полусибсов	SS_S	$S-1$	mS_S
Внутри групп полусибсов	SS_e	$N-S$	mS_e

S – количество производителей; N – число полусибсов; SS_S – сумма квадратов между группами полусибсов; SS_e – сумма квадратов внутри групп полусибсов; mS_S – средний квадрат между группами полусибсов; mS_e – случайный средний квадрат

В приведенной схеме дисперсионного анализа коэффициент наследуемости определяется по формуле

$$h^2 = 4[mS_S - mS_e] / mS_S + (n_0 - 1) mS_e,$$

где n_0 – среднее число потомков в расчете на одного производителя.

Наиболее распространенный метод вычисления коэффициента наследуемости основан на расчете внутригрупповой корреляции при дисперсионном анализе. Для того чтобы исключить влияние среды и других факторов на изучаемый признак, лучше всего расчеты производить по материалам конкретного стада и в пределах потомства каждого быка.

Для характеристики генетического разнообразия признака в популяции, наряду с оценкой степени наследуемости, не меньшее значение имеет оценка степени повторяемости количественных признаков. При изучении количественных признаков у одних и тех же животных во времени, как, например, межотельного и сервис-периодов, количества и качества семени, селекционера всегда интересует, насколько точно и достоверно по первому измерению признака можно судить о последующих. В целях выявления связи таких измерений вычисляют коэффициент корреляции. Такая корреляция указывает на величину компонентов фенотипической вариации, обусловленной генетическими и средовыми факторами. Полученный коэффициент корреляции характеризует повторяемость.

Коэффициент повторяемости может служить селекционным критерием при раннем отборе животных и позволяет предвидеть будущую продуктивность животных. Высокое значение коэффициента повторяемости служит надежным показателем того, что лучшие животные по первым намерениям их продуктивности будут лучшими и по последующим. Наоборот, низкий коэффициент повторяемости свидетельствует о малой эффективности отбора среди животных. Коэффициент повторяемости может служить также мерой точности изменений признака. Так, надежность использования записей контроля продуктивности, характеризующих генетические свойства популяций, зависит от точности измерений признака. Низкая повторяемость признака может быть результатом плохо организованного племенного учета и контроля продуктивности, содержания и нестабильного кормления животных.

Более подробно статистические методы генетического анализа мы рассмотрим на практических занятиях.

Таким образом, для селекционно-генетического анализа воспроизводительной способности молочного скота необходимо использовать закономерности изменчивости, наследуемости, повторяемости, генетических корреляций признаков и другие параметры, которые позволяют повысить эффективность племенной работы. Каждый спе-

циалист должен быть вооружен современными методами определения генетических параметров, на основе которых можно правильно осуществлять отбор и подбор животных по воспроизводительной способности.

2. Оценка и отбор коров по воспроизводительной способности

2.1. Изменчивость и наследуемость основных признаков воспроизводительной способности

Показатели воспроизводительной способности коров в значительной степени определяют экономический эффект от разведения молочного скота. Низкие показатели воспроизводительной способности сдерживают темпы воспроизводства стад и снижают возможность отбора животных по основным селекционируемым признакам. Поэтому перед селекционером стоит важная задача – улучшение воспроизводительной способности коров.

Некоторые авторы в качестве меры оценки плодовитости коров предложили индексные оценки, включающие в себя один или несколько основных признаков воспроизводительной способности. Так, К. Уилкоккс (1957) для расчета пожизненного показателя воспроизводительной способности коров предложил использовать формулу

$$F=(n-1)*365*100/D,$$

где F – индекс плодовитости;

D – число дней между первым и последним отелами;

n – число телят.

По этой формуле при хорошей плодовитости стада или отдельной коровы индекс должен составлять 100 и более.

По методике венгерского ученого Й. Дохи (1961) индекс плодовитости коров можно вычислить по формуле

$$F=100-(k+2i),$$

где k – возраст коровы при первом отеле в месяцах;

i – средний межотельный период в месяцах.

Исходя из этой формулы, оценка коров по их воспроизводи-

тельной способности определяется следующим образом:

при $F = 48$ и выше плодовитость хорошая;

$F = 41-47$ – плодовитость средняя;

$F = 40$ и менее – низкая.

Этот метод позволяет распределять изучаемых животных по уровню плодовитости. Другое преимущество этого индекса состоит в том, что при оценке воспроизводительной способности учитывают возраст коров при первом отеле.

Для анализа эффективности разведения скота используют также *коэффициент воспроизводительной способности (КВС)*, который определяется по формуле

$$КВС = 365 / i,$$

где КВС – коэффициент воспроизводительной способности;

i – длительность межотельного периода в днях.

При нормальном уровне плодовитости коров, то есть когда от каждой коровы ежегодно получают приплод, коэффициент воспроизводительной способности равен единице и более.

Для оценки воспроизводительной способности используют способ *КИВСК (коэффициент использования воспроизводительных способностей по Н.М. Крамаренко, 1974)*, который определяется по формуле

$$КИВСК = ЭЦМП * 100 / ФМП,$$

где ЭЦМП – экономически и биологически целесообразный период в днях (365); ФМП – фактический межотельный период в днях; 100 – константа для перевода показателя в проценты.

КИВСК почти идентичен КВС. Согласно этому индексу КИВСК считается отличным, если он превышает 100 %, хорошим – при 95–100 %, удовлетворительным – при 90–95 % и плохим, если ниже 85 %. Так, например, в работах А.А. Коровушкина, проводившего исследования на стаде коров по установлению связи плодовитости у коров с рядом заболеваний, отмечено, что отличный КИВСК был характерен для коров, выбывших из стада из-за болезней сердца и эндометрита, хорошим – из-за болезней конечностей и мастита, а плохим – по причине лейкоза, заболевания легких и печени. Высокий коэффициент указывает на то, что такие заболевания, как болезни сердца, конечно-

стей, эндометрит и мастит, при оценке по данному индексу не указывают на влияние этих заболеваний на воспроизводительные способности.

Индекс плодовитости коров – это обобщенный показатель, который отражает лишь регулярность отелов коров в стаде.

Являясь обобщенным показателем, индекс плодовитости коров в сильной степени зависит от многих паратипических факторов. Поэтому сложная взаимосвязь указанных влияний создает такой фон, на котором трудно выделить влияние наследственности на воспроизводительную способность. В этой сложной ситуации селекционеру необходимо знать закономерности наследуемости и изменчивости более простых, относительно независимых признаков, определяющих воспроизводительную функцию коров.

Воспроизводительная функция коров характеризуется сравнительно низкими показателями наследуемости и повторяемости (табл. 5).

Таблица 5 – Оценка наследуемости и повторяемости признаков воспроизводительной функции коров (Н.З. Басовский, 1975)

Признак	Коэффициент наследуемости	Коэффициент повторяемости
Межотельный период	0,00–0,04	0,00–0,20
Индекс осеменения	0,07–0,41	0,00–0,12
Интервал от первого осеменения до зачатия	0,00–0,07	0,02–0,12
Оплодотворяемость после 1-го осеменения	0,00–0,17	0,07–0,69
Сервис-период	0,03–0,20	–
Интервал от отела до первой охоты	0,00–0,31	0,06–0,29
Интервал между течками	0,05–0,61	0,0–0,41
Интенсивность охоты	0,00–0,21	–
Продолжительность стельности	0,09–0,86	0,19

В среднем показатели наследуемости и повторяемости признаков воспроизводительной способности коров незначительны. Они колеблются в значительных пределах. Поэтому возникает необходимость рассмотрения селекционно-генетической характеристики каждого признака в отдельности.

Межотельный период. Как количественный признак, имеющий непрерывную изменчивость, межотельный период включает все случаи нарушения воспроизводительной способности. В известной сте-

пени межотельный период может регулироваться животноводом, в частности, при планировании отелов на определенный сезон года.

Этот признак имеет важное экономическое значение. Величины коэффициентов наследуемости межотельного периода существенно не различаются. Экспериментальным путем было установлено, что межотельный период имеет ограниченное значение в селекционно-генетической оценке воспроизводительной способности коров. Основной недостаток этого показателя – невозможность его определения раньше второго отела. За этот период из популяции выбраковываются бесплодные животные, что нивелирует различия между потомками и тем самым снижает фактически существующий уровень генетической изменчивости.

Возраст коров при первом отеле. Существуют разные мнения относительно возраста телок при первом осеменении. Отечественными и зарубежными учеными-животноводами приводятся разные сроки осеменения. Ранние отелы имеют как отрицательные – снижение молочной продуктивности в первую лактацию, повышение частоты трудных родов, так и положительные стороны – повышаются селекционные возможности, в результате уменьшения интервала между генерациями. Проведенные исследования Н.З. Басовским, Б.П. Завертеевым в стаде черно-пестрого скота показали, что коэффициент наследуемости этого признака 0,09. Анализ коров-дочерей разных быков по возрасту первого отела показал, что имеются различия между родственными группами по этому признаку. Поэтому при оценке и селекции быков следует обращать внимание на возраст первого отела их дочерей.

Оплодотворяемость коров. Для характеристики этого признака в практике скотоводства используют показатель первого осеменения. Оплодотворяемость коров и телок после первого осеменения может служить критерием плодовитости в маточных стадах. Оплодотворяемость может быть также охарактеризована количеством осеменений, необходимых для оплодотворения. Такой показатель оплодотворяемости называют *индексом осеменения*.

Исследованиями выявлено, что интервал от родов до первой выраженной охоты колеблется от 30 до 72 дней. Средний период наступления овуляции более короткий по сравнению с периодом наступления первой охоты. Коровы молочных пород овулируют через 20–45 дней.

Основным приемом сокращения интервала между отелами следует считать точное определение начала охоты и своевременное осеменение коров спермой с высокой оплодотворяющей способностью.

Хотя у отечественных и зарубежных авторов о наилучшем сроке осеменения коров нет единого мнения, все же большинство специалистов считает, что целесообразно осеменять коров на втором месяце после отела.

Ряд ученых полагает, что при ранних осеменениях возникает эмбриональная смертность вследствие заселения невосстановленной матки микроорганизмами.

2.2. Зависимость между воспроизводительной способностью коров и уровнем их продуктивности

В зависимости от знака и степени корреляции между селекционными признаками должны решаться вопросы селекции по комплексу признаков, так как селекция по одному признаку в этом случае будет оказывать влияние на селекцию по другим признакам.

В селекции молочного скота одним из наиболее важных вопросов является изучение корреляции между молочной продуктивностью и воспроизводительной способностью. Более правильные выводы при изучении этого вопроса можно получить, если учитывать функциональную деятельность организма коров в целом.

Как известно, влияние центральной нервной системы, регулирующее воспроизводительную деятельность, осуществляется в основном нервно-гуморальным путем. Главной особенностью нервно-гуморальных процессов воспроизведения является возникновение доминантного состояния, направляющего все функции организма на важнейшие в данный период процессы, обеспечивающие дальнейшее существование и развитие вида.

После отела интенсивно развивается лактационная функция коров, которая протекает в условиях образования лактационной доминанты в центральной нервной системе. Нервно-гуморальная регуляция лактационной функции имеет большое биологическое и зоотехническое значение, обеспечивая, с одной стороны, продолжение вида, а с другой – способствуя повышению продуктивности коров.

В этот период идет интенсивный обмен веществ, все ресурсы организма коровы подчиняются процессу молокообразования и молокоотдачи. Селекционерам хорошо известно, что лактационная до-

минанта является главной предпосылкой в получении высокой молочной продуктивности. На лактационной доминанте основан такой эффективный зоотехнический прием повышения продуктивности, как раздой коров. Однако интенсивная деятельность лактационной доминанты может иметь и отрицательные последствия, такие, как истончение костей, остеомалация, трудность своевременного запуска коров и т. д.

Учение о лактационной доминанте лучше помогает понять причины трудной оплодотворяемости высокопродуктивных коров в первую после родов охоту. У лактирующей коровы половая доминанта возникает в условиях функционирующей лактационной доминанты. Поэтому половая и лактационная доминанты как бы становятся антагонистами. Ряд генетиков рекомендует при отборе высокопродуктивных коров особое внимание уделять репродуктивным признакам, так как возможна контрселекция между продуктивными и репродуктивными признаками.

Молочная продуктивность коров в зоотехнической практике нередко рассматривается исключительно с точки зрения собственно продуктивности, а не с точки зрения ее биологической и физиологической роли. В связи с этим при изучении генетической структуры популяций, характеризуемой селекционно-генетическими параметрами, специалисты часто рассматривают отдельные признаки молочной продуктивности и воспроизводительной способности изолированно.

Молочная продуктивность как сложный физиологический признак зависит от многих факторов.

Селекционеры, занимавшиеся изучением зависимости между уровнем продуктивности коров и признаками воспроизводительной способности, установили, что высокий уровень продуктивности коров способствовал задержке появления течки, а также увеличению числа осеменений, необходимых для зачатия высокопродуктивных коров.

В. Дитен (1971), анализируя данные по оплодотворяемости фризских коров в Нидерландах, сделал вывод, что высокопродуктивные коровы, записанные в племенные книги, менее плодовиты. Аналогичные исследования, проведенные в нашей стране, подтвердили вывод В. Дитена.

В селекции молочного скота до сих пор остается открытым вопрос о природе корреляции между молочной продуктивностью и воспроизводительной способностью.

Известно, что естественный отбор приводит к стойкому генетическому улучшению приспособляемости популяций к условиям среды, особенно в отношении таких признаков, как плодовитость и жизнеспособность. Односторонний отбор скота по показателям молочной продуктивности может рассматриваться как фактор, нарушающий биологическое равновесие животного, которое установилось на основе многовекового естественного отбора.

Например, такие ведущие специалисты в области генетики и селекции молочного скота, как И. Иоганссон, Я. Рендель, О. Граверт (1970), полагали, что взаимосвязь между молочной плодовитостью обусловлена только факторами внешней среды.

В то же время К. Майяла (1971) с помощью корреляционного анализа данных полусестер по отцу выявил небольшую генетическую корреляцию между этими признаками. Он считал, что в условиях широкого распространения искусственного осеменения и интенсивного использования быков-производителей необходимо тщательно выявлять связи между удоем и оплодотворяемостью дочерей быков и при отборе учитывать эти данные.

2.3. Генетические аспекты нарушений воспроизводительной способности коров

Огромный экономический ущерб молочному скотоводству наносят бесплодие, аборт, мертворождаемость и другие нарушения воспроизводительной функции коров. Бесплодие является полигенным признаком с альтернативной изменчивостью, то есть животное может быть плодовитым или стерильным.

Рядом ученых рассматривались факторы, влияющие на бесплодие животных. Для генетико-статистического анализа ими были использованы данные по телкам шведского и голландского скота, так как в этом возрасте можно наиболее точно установить влияние генотипа на воспроизводительную способность животных. Исследуемых телок распределяли по линиям и отцам. К бесплодным телкам относили тех животных, которые после нескольких осеменений оставались стерильными и выбраковывались из стада по причине бесплодия.

Частота бесплодных телок составляла в среднем 4,26%, в том числе телок линий шведского происхождения 4,88 и голландского 2,27%. Изменчивость признака бесплодия, измеряемая коэффициентом вариации, составляла 20%. Таким образом, значения общей изменчивости признаков молочной продуктивности и бесплодия существенно не отличались друг от друга. В селекционной работе необходимо также выявлять компоненты фенотипической изменчивости. Знание компонентов фенотипической вариации важно для обоснования методов, направленных на уменьшение или искоренение бесплодия. Так, при значительной величине компонента средовой вариации фенотипическая вариация образуется в основном за счет индивидуальных и средовых влияний, поэтому использование профилактических, фармакологических и гинекологических средств эффективно в борьбе с бесплодием. Наоборот, при высоком значении компонента генетической вариации основной причиной бесплодия являются генетические факторы и использование указанных средств не даст большого эффекта.

В результате проведенного генетико-статистического анализа бесплодия был определен коэффициент наследуемости, который составил 0,016. Низкая степень наследуемости бесплодия свидетельствует о том, что генетические факторы имеют незначительное место в формировании этого признака. Этот факт характеризует генетическую стабильность признака плодовитости, которая обеспечивает развитие вида в пределах биологически оптимальных границ. Такую низкую наследуемость бесплодия выявили многие авторы.

Высокое значение средовой вариации (0,984) свидетельствует о том, что факторы среды играют решающую роль в формировании и развитии бесплодия. Поэтому при ведении современного хозяйства воздействием средовых факторов, главным образом проведением профилактических мероприятий, воздействием фармакологических средств, совершенствованием гинекологических исследований, можно существенно снизить бесплодие животных.

Проведенные исследования по изучению влияния генотипа животных на их бесплодие показали, что имеется незначительная разница между линиями и между полусестрами по отцам. Для выявления достоверности разницы в породных группах животных по признаку с альтернативной изменчивостью был проведен популяционно-статистический анализ, который не выявил достоверной разницы по бесплодию между линиями. Поэтому полученные данные для кон-

кретного стада, в котором были проведены исследования, показали, что различия между линиями разного происхождения в популяции следует считать случайными.

Значение критерия достоверности влияния генотипа на бесплодие телок оказалось ниже уровня первой ступени. Однако было бы неправильно на этом основании делать вывод об отсутствии влияния генотипа на бесплодие.

Существенное влияние на ухудшение воспроизводительной способности коров оказывает рождение мертвого плода. Специалисты, занимающиеся вопросами воспроизводства, считают, что рождение мертвых телят наносит большой экономический ущерб, тем более что последующая оплодотворяемость коров после появления мертворожденных телят на 13–14% ниже нормы. Такие аномалии эмбрионального развития вызываются целым рядом наследственных и ненаследственных факторов. Достоверно выявлено, что повышенная частота мертворожденных телят наблюдается у первотелок.

На частоту мертворождаемости влияет инбридинг. Здесь мы имеем дело с инбредной депрессией. Установлено, что у крупного рогатого скота сильнее всего инбредная депрессия проявляется в отношении слабо наследуемых признаков, таких, как воспроизводительная способность, молочная продуктивность, не затрагивая содержания жира и белка в молоке.

С другой стороны, гетерозис отчетливо проявляется именно по признакам, которые как раз и подвержены инбредной депрессии. Такая реакция признаков на инбридинг и проявление гетерозиса связана с их генетической природой. Формирование таких признаков в основном зависит от влияния неаддитивных генов. В противоположность этому признаки, не реагирующие на инбридинг и гетерозис, как правило, отличаются высокой наследуемостью и их развитие обусловлено влиянием аддитивных генов. Поэтому не удивительно, что признаки воспроизводительной функции при межпородном скрещивании отчетливо проявляют гетерозис.

Например, в опытах Висконсинского университета (И. Иогансон и др., 1970) было установлено, что при спаривании инбредных быков с родственными инбредными коровами процент стельности оказался низким (36,8), тогда как при спаривании неродственных и неинбредных животных стельность после первого осеменения была нормальной (65,7).

Хотя аномалии эмбрионального развития вызываются целым рядом негенетических факторов, все же есть основания полагать, что не последнее место в формировании этого признака занимают и факторы генетического происхождения.

Ряд исследователей отмечает заметные различия по числу мертворожденных в потомстве разных отцов. Среди всех потомков различных быков процент мертворожденных колеблется от 0 до 0,09.

Так как процент мертворожденных телят зависит от их веса при рождении, представляют интерес данные наследуемости этого признака. Анализируя наследуемость и изменчивость живого веса телят при рождении, выявили влияние генетических и физиологических факторов на формирование этого признака. Было установлено, что живой вес телят при рождении определяется генотипом отца, а также возрастом и живым весом матери. Л.К. Эрнстом было установлено, что дочери с большой частотой будут наследовать мертворождаемость, если их матери характеризовались повторными отелами мертворожденных телят. Таким образом, предрасположенность к аномалиям эмбрионального развития в определенной степени обусловлена наследственными факторами.

Таким образом, оценка и отбор коров по воспроизводительной способности должны основываться на использовании закономерностей наследственности и изменчивости, что позволяет более эффективно проводить селекцию. Низкие показатели наследуемости воспроизводительной способности коров свидетельствуют о крайне малой эффективности селекции. Однако современная селекция молочного скота предусматривает отбор и оценку матерей будущих быков и быков для производства коров следующего поколения. Особое внимание следует обратить на правильный отбор будущих матерей быков. Матерей будущих быков следует отбирать с хорошей воспроизводительной способностью, которая должна всесторонне оцениваться за ряд отелов. У отобранных матерей будущих быков средний период между отелами не должен превышать 12–13 месяцев. Кроме того, у них не должно быть нарушений воспроизводительной функции, таких, как трудные отелы, мертворождаемость, аборт и т. д., так как в этиологии этих нарушений участвуют генетические факторы.

На генетическое совершенствование признаков воспроизводительной способности коров следующего поколения существенное влияние оказывают их отцы. Наличие такого генетического влияния

быков в условиях сплошного искусственного осеменения открывает перед селекцией на повышенную плодовитость молочного скота хорошую перспективу.

Оценку маточного поголовья по таким признакам воспроизводительной способности, как возраст при плодотворном осеменении, оплодотворяемость после первого осеменения и вычисление индекса осеменения, следует проводить как можно раньше, начиная с момента первого осеменения телок. Если телки по этим признакам удовлетворяют экономическим и зоотехническим требованиям, то они должны оставаться в стаде для дальнейшего разведения. С возрастом коров селекционная оценка воспроизводительной способности должна уточняться.

Развитие продуктивных и репродуктивных признаков осуществляется на основе сложного взаимодействия органов лактирующей коровы. Высокий уровень молочной продуктивности отрицательно влияет на воспроизводительную способность коров.

В то же время опыт передовых зарубежных и отечественных хозяйств показывает, что применение современных достижений селекции, кормления и содержания коров может обеспечить сочетание высокой продуктивности с хорошей воспроизводительной способностью.

Большой экономический ущерб молочному скотоводству наносят нарушения воспроизводительной функции коров. Наряду с проведением профилактических мероприятий, совершенствованием гинекологических исследований и ранней диагностикой необходимы и генетические методы борьбы с бесплодием, мертворождаемостью и другими нарушениями воспроизводительной способности коров.

3. Методы оценки и отбора быков по их воспроизводительной способности

3.1. Оценка и отбор быков по фенотипу

Оценка и отбор генетически выдающихся быков-производителей, генотип которых тиражируется на значительные массивы скота, имеет огромное значение для селекции, так как генетический прогресс популяции зависит от широкого использования наиболее ценных производителей, проверенных по собственным показателям, по качеству их предков и потомков.

К основным собственным показателям, характеризующим фенотипические особенности производителей, относятся количество и качество спермопродукции и ее оплодотворяющая способность. Важное значение имеет такой показатель, как продолжительность срока племенного использования быков, что позволяет накопить от каждого производителя необходимый запас спермы для дальнейшего ее использования.

На племенных станциях значительный процент быков-спермодоноров выбраковывается преждевременно. Основными причинами выбытия служат плохое качество семени, неспособность к криоконсервации спермы у некоторых быков-производителей, импотенция.

Это может быть как следствием неправильной эксплуатации производителей, так и обусловлено наследственностью.

Г.Д. Пепина (1969), А.И. Жигачёв (2001) отмечают, что в отечественном скотоводстве ежегодно выбывают 20–21% производителей из-за снижения половой потенции, средний срок использования быков составляет 5–6 лет.

На Украине ежегодный процент выбытия пятилетних быков составляет 27,6%, к 7-летнему возрасту выбывает 54,5%, к 12 - летнему возрасту – 98% (Кот М.М., 1989). В Латвии по зоотехническим причинам выбывают 19,2% быков и 27,7% по причине андрологических болезней и расстройств, включающих снижение активности и концентрации спермы, непригодность к криоконсервированию, болезни половой системы, расстройства половых рефлексов (Емельянов А.В., 1990).

Средняя продолжительность использования быков на станциях искусственного осеменения составляет 3–4, а средний возраст браковки – 5–6 лет. Из-за ранней выбраковки число живых быков, оцененных по качеству потомства и используемых на станциях искусственного осеменения, очень незначительно.

Например, в исследованиях, проведенных за ряд лет в ОАО «Красноярскагроплем», установлено, что среди 955 быков, выбывших за весь исследуемый период, по причине андрологических болезней выбыло 95 животных, что составило 10% (Е.В. Четвертакова, 2009). Причины выбытия быков из племпредприятия отражены в таблице 6.

Обращает на себя внимание тот факт, что по причине достаточного накопления семени выбыло только 14% быков-производителей, а 86% быков выбыло по другим причинам. Значительное количество

быков (442 гол.) выбыло по «прочим» причинам, которые в основном включают в себя зоотехнический брак или выранжировку.

Таблица 6 – Причины выбытия быков-производителей из стада
ОАО «Красноярскагроплем»

Причина выбытия	Выбыло быков-спермодоноров	
	всего, гол.	к общему поголовью выбывших животных, %
Спастический парез	70	7,3
Аномалии половой системы	95	10,0
Заболевания конечностей	107	11,2
Болезни желудочно-кишечного тракта	37	3,9
Буйный нрав	17	1,8
Инфекции	51	5,3
Достаточно семени	134	14,0
Непереживаемость семени	2	0,2
Прочие	442	46,3
Итого	955	100,0

В структуре заболеваний половой системы основную долю составили некроспермия, олигоспермия и аспермия (рис. 1).

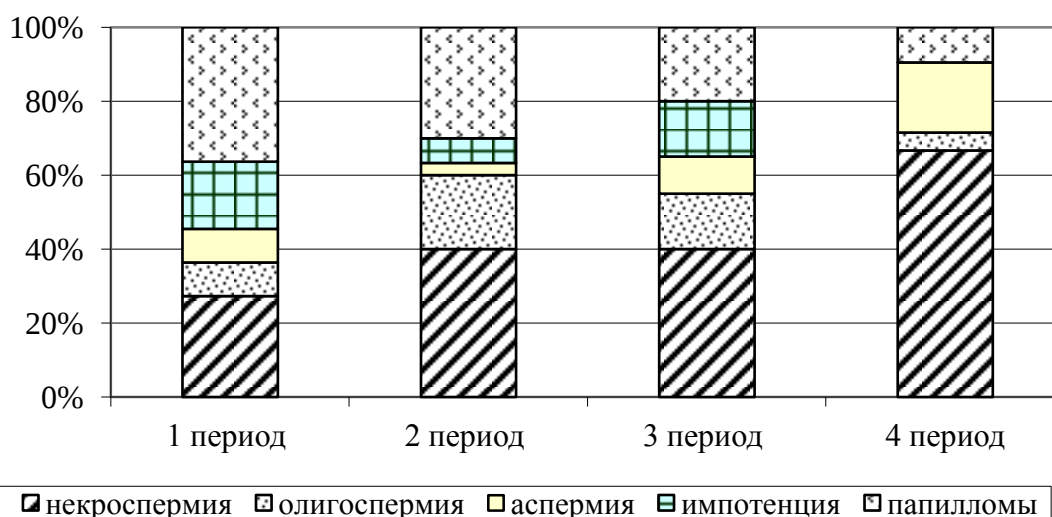


Рисунок 1 – Структура андрологических заболеваний и расстройств у быков-спермодоноров ОАО «Красноярскагроплем»

Таким образом, эти данные еще раз подтверждают необходимость фенотипической оценки быков-спермодоноров.

Повышение воспроизводительной способности быков и увеличение срока их эксплуатации позволят создать необходимый запас семени для его длительного хранения в замороженном виде и тем самым обеспечить отбор и массовое использование наиболее ценных производителей после проверки качества их потомства. При этом, создавая оптимальные зоотехнические условия и совершенствуя технику искусственного осеменения, следует организовать тщательный отбор быков по их воспроизводительной способности.

Для правильной оценки быков необходимо знать факторы, определяющие разнообразие основных показателей их воспроизводительной способности. Эти факторы можно классифицировать на *генетические, паратипические* (факторы среды) и *физиологические*.

Плодовитость быков характеризуется комплексом показателей: оплодотворяющей способностью спермы, объемом эякулята, концентрацией сперматозоидов, подвижностью, резистентностью, способностью к замораживанию и т. д. При оценке быков по этим показателям в популяции наблюдается большое их разнообразие. Во-первых, отмечают межпородные различия. Так, например, у быков черно-пестрой породы средний объем одного эякулята составляет 5,1 мл, у быков красной датской породы – 5,0, у быков джерсейской – 4,5 и у быков голландской черно-пестрой породы – 3,7 мл. Межпородные различия по этому показателю в некоторой степени объясняются величиной живого веса. Если быки черно-пестрой породы при среднем живом весе 966 кг дают 5,15 мл семени, то быки голландской черно-пестрой породы, которые на 131 кг легче (835), имеют объем эякулята всего 3,71 мл. По объему эякулята межпородные различия установлены и многими исследователями.

Многими исследователями установлено, что объем эякулята, концентрация сперматозоидов и их подвижность во многом зависят от здоровья животных, их возраста, условий кормления, времени года, частоты использования, условия взятия семени и др. Степень изменчивости физиологических показателей семени колеблется в следующих пределах: объем эякулята от 16,7 до 34,7 %, концентрация от 13,6 до 28,9 % (Н.З. Басовский, 1975).

Давно известно, что одним из факторов, отрицательно влияющих на плодовитость, является инбридинг. Близкородственное разведение, применяемое в течение длительного времени, приводит к постепенному ослаблению потомства, снижению эффективности обмена веществ и появлению дегенеративных комплексов, снижению пло-

довитости и, наконец, бесплодию. С этим явлением встретились животноводы еще при создании наиболее известных пород крупного рогатого скота. В этом отношении показательным примером является опыт Висконсинского университета в США (И. Иоганссон и др., 1970), о котором мы уже говорили, где установлено, что количество оплодотворенных коров при тесном родственном разведении составило 36,8% по сравнению с 65,7% при неродственном разведении. Частота проявления гибели эмбрионов у инбредных коров значительно выше, чем у аутбредных. Аналогичные данные приводят многочисленные отечественные и зарубежные исследователи.

Основным признаком плодовитости быка следует считать оплодотворяющую способность его семени, измеряемую процентом коров, не пришедших вторично в охоту через 60–90 дней после первого осеменения. Быков, имеющих низкую оплодотворяющую способность семени, следует исключать из воспроизводства.

При оценке оплодотворяющей способности спермы быков необходимо учитывать условия хозяйства и проводимую в них зоотехническую и ветеринарную работу по организации искусственного осеменения.

В стадах с удовлетворительными и стабильными условиями кормления и содержания скота, а также с хорошо налаженной работой по искусственному осеменению можно наиболее правильно оценить оплодотворяющую способность семени быков и на основании полученных результатов разработать мероприятия по отбору родителей с учетом их воспроизводительной способности.

3.2. Оценка быков по генотипу

Оценке быков по генотипу в настоящее время уделяют большое внимание.

Некоторые ученые (Р. Эверет, Н.В. Мисостова) отрицают возможность повышения плодовитости скота. Другие авторы, наоборот, считают, что им удалось подтвердить своими исследованиями значение наследственной плодовитости. Так, Т. Бонадонна (1963), изучая зависимость половых функций быков от наследственности с учетом действия фенотипических факторов на монозиготных близнецах, установил, что средний объем эякулята, концентрация семени, общее число сперматозоидов в определенной степени обуславливаются наследственными особенностями быков. По перечисленным показате-

лям различия между парами близнецов были выше, чем различия между близнецами, находившимися в разных условиях содержания.

Обобщенные данные о коэффициентах наследуемости по разным породам приведены в таблице 7.

Таблица 7 – Коэффициенты наследуемости основных параметров воспроизводительной способности быков

Порода	Коэффициент наследуемости		
	Объем эякулята	Концентрация сперматозоидов	Оплодотворяющая способность
Симментальская	0,33–0,65	0,19	0,18
Черно-пестрая	0,42–0,94	0,04–0,42	0,3
Костромская	0,68	0,88	–

Рядом авторов установлены различия по количественным и качественным показателям семени между быками отдельных линий, что свидетельствует о влиянии наследственности на эти показатели.

Были установлены коэффициенты корреляции между показателями отцов-быков и их сыновей: по объему эякулята – 0,70, по концентрации – 0,34, по переживаемости – 0,43 (Н.З. Басовский, 1975). Сравнительно высокая степень генетического разнообразия и фенотипического сходства выявлена по оплодотворяющей способности быков – 0,49 и 0,30 соответственно.

По данным К. Майала (1965), коэффициент наследуемости оплодотворяющей способности варьирует в пределах 0,3–0,5. Можно полагать, что высокая наследуемость оплодотворяющей способности семени быков оказывает большое влияние на плодовитость коров. Эта закономерность особенно четко проявляется на телках. По массовым данным, оплодотворяемость телок после первого осеменения выше, чем у коров, и в среднем составляет 65 %.

Отмечено и другое обстоятельство: часть производителей с повышенным уровнем воспроизводительной способности устойчиво передает это качество не только сыновьям, но и внукам, т. е. по этому признаку проявляется их препотенция.

Шведскими учеными были проведены исследования по влиянию хромосомных транслокаций на проявление эмбриональной смертности. Было установлено, что быки красной шведской породы с нару-

шениями в строении хромосомного аппарата лейкоцитов повышают эмбриональную смертность коров на 8–14%. Поэтому в селекционной практике Швеции организованы контроль и отбор быков по их хромосомным транслокациям.

В настоящее время большое внимание уделяется выбраковке производителей, в генотипе которых установлено наличие летальных генов.

В связи с организацией длительного хранения семени в замороженном виде возникает вопрос об оценке и отборе быков по устойчивости их семени к криоконсервации, так как из практики работы станций искусственного осеменения известно, что семя быков имеет неодинаковую устойчивость к низким температурам.

В процессе криоконсервации происходит множественное изменение акросомы и средней части хвоста. Защита гамет от повреждения зависит от состава и фазового состояния мембранных липидов. Установлено экспериментально, что состав мембранных липидов генетически детерминирован (Наука В.А., 1987; Нарижный А.Г., 1993). Липидные компоненты мембран определяют характер и размеры криоповреждений клеток, которые можно рассматривать как специфическую реакцию на холодное воздействие. Структурные дефекты мембраны могут служить местом атаки разных повреждающих факторов – осмотических сил, лиотропных ионов, катализаторов, токсинов и других факторов, что приводит к вторичным биохимическим повреждениям (Белоус А.М., 1979; 1982).

Сперматогенез – относительно длительный, мультифакторный процесс. Его течение, а следовательно, и результат – нормально сформированные жизнеспособные спермии, зависит как от врожденных функциональных способностей организма животного, так и от ряда экзогенных факторов.

Выявление доли влияния каждого такого фактора на сперматогенез поможет оптимизировать условия содержания и эксплуатации быков-спермодоноров, и в результате – получать от них высококачественную сперму, повысить экономическую эффективность производства спермодоз.

Например, проведенные исследования на поголовье быков-спермодоноров ОАО «Красноярскагроплем» позволили сделать вывод, что в период становления половых функций (возраст от 18–20 месяцев до 4 лет) сперма быков более подвержена температурному шоку, чем сперма быков в период активных половых функций (воз-

раст от 4 до 10 лет). Хотя есть мнение Т.П. Ильинской и В.С. Анто-
нюк (1975) о том, что качество спермы и долголетие племенной
службы быков определяются не столько их возрастом, сколько со-
стоянием здоровья, крепостью конституции, условиями использова-
ния и содержания.

Наиболее низкая приживаемость семени была отмечена в весен-
не-летний период, что совпадает с данными В.П. Кононова и О.Н.
Дьякевича (1997), которые отмечают, что сперма быков-
спермодоноров зимнего периода взятия обладает более высокой био-
логической полноценностью по сравнению со спермой, взятой летом.
Авторы рекомендуют в летний период сократить частоту взятия
спермы у производителей, чтобы повысить их воспроизводительную
функцию, и снизить долю семени более низкого качества, полученно-
го летом. Кроме того, исследователями было установлено, что сперма
некоторых быков, независимо от возраста и сезона года, имела низ-
кую способность к криоконсервации, что может говорить о неспо-
собности спермиев некоторых быков переносить криоконсервацию. К
сожалению, с экономической точки зрения, как бы ни был ценен этот
производитель, использовать его для получения спермы и дальней-
шей ее криоконсервации нежелательно (Е.В. Четвертакова, 2000–
2009)

Таким образом, сравнительно высокая степень наследуемости и
повторяемости количественных и качественных показателей спермо-
продукции и ее оплодотворяющей способности, способности к крио-
консервации, а также наличие в популяциях быков с лучшим сочета-
нием по комплексу признаков указывают на возможности отбора бы-
ков с учетом их воспроизводительной способности.

3.3. Корреляция между основными показателями воспроизводительной способности быков

Основные показатели воспроизводительной способности скота, так
же как и другие хозяйственно-полезные признаки животных, находятся
в тесной зависимости. Как уже отмечали, изменчивость показателей
воспроизводительной способности скота зависит от влияния многих фи-
зиологических, паратипических и генетических факторов. Изменчивость
этого признака во многом зависит и от методов отбора скота.

Многочисленные исследователи изучали связь между основными показателями воспроизводительной способности быков.

По данным Г.У. Солсбери и Н.Л. Ван-Демарка (1966), получены следующие значения коэффициентов корреляции между концентрацией сперматозоидов и объемом эякулята $-0,23$, выживаемостью от $-0,15$ до $+0,05$ и оплодотворяемостью $+0,4$; объемом эякулята и подвижностью сперматозоидов от $-0,03$ до $+0,37$, выживаемостью от $+0,07$ до $+0,69$, оплодотворяемостью $-0,08$; первоначальной подвижностью сперматозоидов и выживаемостью $+0,36$, оплодотворяемостью $+0,34$.

В других работах установлено, что оплодотворяющая способность семени быков связана с подвижностью и концентрацией сперматозоидов, процентом морфологически нормальных сперматозоидов, а также с некоторыми показателями их метаболической активности. Между оплодотворяемостью и объемом эякулята установлена незначительная отрицательная корреляция с колебаниями от $+0,03$ до $-0,30$. Увеличение объема эякулята у быков способствует некоторому снижению концентрации сперматозоидов ($r = -0,11 - -0,62$). Многие исследователи пришли к выводу, что связь оплодотворяемости с качеством эякулятов проявляется в основном в популяции быков. При анализе качества семени отдельных эякулятов производителей эта зависимость часто отсутствует.

Н.З. Басовский и Б.П. Завертяев (1975) изучали связь между основными параметрами воспроизводительной способности быков по усредненным за год эякулятам 572 производителей.

При изучении зависимости объема эякулята быков от их живого веса установлено, что у молодых быков в возрасте до трех лет корреляция между этими признаками сравнительно высокая и по красным датским быкам она соответственно равна $+0,48$. Особенно эта зависимость существенна у растущих производителей в возрасте от 1 до 2 лет ($r = +0,7 - +0,8$).

Рост объема эякулята у этих быков авторы связали с увеличением размера их семенников. У зрелых быков взаимосвязь между размером тела и размером семенников незначительна.

Зависимость объема эякулята от живого веса приведена в таблице 8.

Таблица 8 – Зависимость объема эякулята от живого веса полновозрастных производителей (Н.З. Басовский, 1975)

Живой вес, кг	Порода					
	Черно-пестрая		Голландская черно-пестрая		Красная датская	
	Голов	Средний объем эякулята, мл	Голов	Средний объем эякулята, мл	Голов	Средний объем эякулята, мл
До 800	24	4,15	35	2,82	18	3,99
801–900	65	4,55	42	3,86	34	3,85
901–1000	203	4,8	60	3,89	15	3,34
1001–1050	110	5,17	35	3,03	—	—
1051–1100	83	5,34	—	—	—	—
1101–1150	58	5,7	—	—	—	—
1151 и более	29	5,37	—	—	—	—
Всего	572	—	172	—	67	—
В среднем		5,07	—	3,47	—	3,78

Между другими признаками спермопродукции быков были установлены следующие взаимосвязи: концентрация семени положительно коррелирует с переживаемостью (0,30–0,48), резистентностью (0,27–0,40) и интенсивностью дыхания (0,22–0,59). Между концентрацией и объемом эякулята по полновозрастным быкам не установлена достоверная зависимость ($r = -0,3 - + 0,12$). По молодым производителям в возрасте до 3 лет была установлена связь между этими признаками отрицательная и достоверная.

Таким образом, для правильной оценки и отбора быков по их воспроизводительной способности необходимо учитывать селекционно-генетические параметры, в том числе взаимосвязь между разными показателями воспроизводительной способности.

Контрольные вопросы

1. Приведите примеры качественных и количественных признаков воспроизводительной способности коров и быков-производителей.
2. Как можно рассчитать частоту летального рецессивного аллеля в стаде?

3. Расскажите, в чем состоит метод испытания быков на нежелательные аллели по И. Иогансону.
4. Сколько надо получить потомков от быка-производителя для достоверного выявления на рецессивный аллель, если стадо насчитывает 20556 голов коров и их искусственно осеменяли спермой 20 быков-производителей. В данном стаде от 20556 коров получено 160 телят с пупочными грыжами.
5. Объясните, в чем заключается сложность ведения генетического анализа по количественным признакам.
6. Дайте определение понятию «коэффициент наследуемости».
7. Дайте характеристику метода коэффициента путей, предложенного С. Райтом.
8. Какими методами можно определить наследуемость?
9. С какой целью используется дисперсионный анализ при оценке воспроизводительных качеств скота?
10. Дайте определение терминам «корреляция» и «регрессия». Расскажите об индексе плодовитости коров по К. Уилкоксу. Приведите формулу расчета.
11. Расскажите о методике Й. Дохи, приведите формулу.
12. Объясните чем коэффициент воспроизводительной способности (КВС) отличается от коэффициента использования воспроизводительных способностей (КИВСК).
13. Как влияют межотельный период и возраст коров при первом отеле на воспроизводительные способности коров?
14. Объясните, в чем состоит суть учения о лактационной доминанте.
15. Укажите причины преждевременной выбраковки быков-спермодоноров из станций племпредприятий.
16. Расскажите об оценке быков-спермодоноров по генотипу.
17. Если коэффициент корреляции между удоем и процентным содержанием жира в молоке коров – отрицательный, то что это значит? А если положительный?

ЛИТЕРАТУРА

Курбатов, А.И. Практикум по генетике. Ч.2 /А.И. Курбатов; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 1987. – 208 с.

Хижняк, С.В. Методы статистической обработки: учеб.-метод. пособие. Ч.2 /С.В. Хижняк, Е.Я. Мучкина; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2003. – 64 с.

Клундук, А.С. Методические указания по биометрии: учеб.-метод. пособие/А.С. Клундук, А.С. Серков; Краснояр. с.-х. ин-т. – Красноярск, 1985. – 44 с.

Тихомирова, М.М. Генетический анализ: учеб. пособие / М.М. Тихомирова. – Л.: Изд-во ЛТУ, 1990. – 280 с.

Плохинский, Н.А. Руководство по биометрии для зоотехников / Н.А. Плохинский. – М.: Колос, 1969. – 256 с.

Щипков, В.П. Общая и медицинская генетика: учеб. пособ для высш. мед. учеб. заведений / В.П. Щипков, Г.Н. Кривошеева. – М.: Академия, 2003. – 256 с.

Мамонтов, С.Г. Биология: учеб. для студ. высш. учеб. заведений / С.Г. Мамонтов. – М.: Академия, 2006. – 576 с.

Реймерс, Н.Ф. Популяционный биологический словарь/ Н.Ф. Реймерс. – М.: Наука, 1991. – 536 с.

Бакай, А.В. Генетика: учеб. пособ. для студ. высш. учеб. заведений / А.В. Бакай, И.И. Кочиш, Г.Г. Скрипченко. М.: КолосС, 2007. – 448 с.

Завертяев, Б.П. Генетические методы оценки племенных качеств молочного скота / Б.П. Завертяев. –Л.: Агропромиздат, 1986. – 256 с.

Басовский, Н.З. Селекция скота по воспроизводительной способности /Н.З. Басовский, Б.П. Завертяев. – М.: Россельхозиздат, 1975. – 143 с.

Солсбери, Г.У. Теория и практика искусственного осеменения коров в США /Г.У. Солсбери, Н.Л. Ван-Демарк. – М.: Колос, 1966. – 526 с.

Кононов, В.П. Половая активность быков по сезонам года / В.П. Кононов, О.Н. Дьякевич // Зоотехния. – 1997. – №5. – С. 20–22.

Ильинская, Т.Г. Физиологические основы рационального использования производителей сельскохозяйственных животных / Т.Г. Ильинская, В.С. Антонюк. – Минск: Урожай, 1975. – 112 с.

Белоус, А.М. Структурные изменения мембран при охлаждении /А.М. Белоус, В.А. Бондаренко. – Киев: Наукова Думка, 1982. – 254 с.

Белоус, А.М. Криоконсерванты / А.М. Белоус, М.И. Шраго, Н.С. Пушкарь. – Киев: Наукова Думка, 1979. – 197 с.

Нарижный, А.Г. Влияние антиоксидантов и способов криоконсервации на пероксидацию липидов в сперме / А.Г. Нарижный, А.С. Ерохин, М.Ф. Рочев // Докл. Рос. акад. с.-х. наук. – 1993. – №6. – С. 32–35.

Наук, В.А. Криоконсервация спермы животных – техническая основа крупномасштабной селекции / В.А. Наук // V съезд Всесоюз общ-ва генетиков и селекционеров. – М., 1987. – 142 с.

Пепина, Г.Д. Изменчивость и наследуемость воспроизводительной способности молочного скота / Г.Д. Пепина // 1-я конф. молодых ученых. – Л.: 1969.

Кот, М.М. Племенные качества быков черно-пестрой и голштинской пород при чистопородном разведении и скрещивании / М.М. Кот, В.Т. Хороших // Известия Тимиряз. с.-х. академии. – 1989. – №6. – С. 104–112.

Емельянов, А.В. Генетические аспекты наследуемости болезней крупного рогатого скота / А.В. Емельянов // Ветеринария. – 1990. – №3. – С. 54–56

Жигачев, А.И. Оценка производителей на скрытые генетические дефекты / А.И. Жигачёв // Зоотехния. – 2001. – №2. – С. 10–12.

Четвертакова, Е.В. Уровень аномальных спермиев у быков-производителей разных пород и линий / Е.В. Четвертакова, О.В. Злотникова // Аграрная наука на рубеже веков: тез. докл. Всерос. науч. практ. конф. – Красноярск, 2003. – С. 139–141.

Четвертакова, Е.В. Морфологические исследования спермопродукции быков-производителей в зависимости от линейной принадлежности / Е.В. Четвертакова [и др.] // Вестн. КрасГАУ. – Красноярск, 2003. – Вып. 2. – С. 125–128.

Четвертакова, Е.В. Уровень аномальных спермиев как критерий стабильности воспроизводительных функций быков разного экогенеза / Е.В. Четвертакова, О.В. Злотникова // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства: мат-лы VI междунар. науч.-произв. конф. (Горки – Беларусь, 19–20 июня 2003). – Горки, 2003. – С. 323–326.

Четвертакова, Е.В. Динамика частоты аномалий половой системы у быков-производителей / Е.В. Четвертакова, О.В. Злотникова // Актуальные вопросы зоотехнической науки и практики как основа улучшения продуктивных качеств и здоровья животных: мат-лы II

междунар. науч. конф. (Ставрополь, 17–19 июня 2003). – Ставрополь, 2003. – С. 208–209.

Четвертакова, Е.В. Мониторинг спермопродукции быков-производителей голштинской породы на наличие патологических форм спермиев / Е.В. Четвертакова, Е.В. Иванова // Агроэкология и устойчивое развитие регионов: мат-лы Всерос. науч. конф. студ. и мол. уч., посвящ. 45-летию КрасГАУ. – Красноярск, 1998. – С.65–66.

Четвертакова, Е.В. Исследование спермы быков-производителей голштинской породы ГСХП «Красноярское» на выявление патологических форм спермиев/ Е.В. Четвертакова, Е.В. Иванова // Агроэкология и устойчивое развитие регионов: мат-лы Всерос. науч. конф. студ. и мол. уч., посвящ. 45-летию КрасГАУ. – Красноярск, 1998. – С. 64–65.

Четвертакова, Е.В. Эколого-генетические аспекты реализации репродуктивного потенциала быков-спермодоноров / Е.В. Четвертакова, О.В. Злотникова; Краснояр. гос. аграр. ун-т. – Красноярск, 2009. – 188 с.

Терминологический словарь

Аддитивные гены – гены с однозначным действием (их действие суммируется).

Аллели множественные – серия аллелей одного гена. Локализуются в одном и том же локусе. Возникают друг от друга путем мутаций. Часто образуют последовательность, в которой каждый предыдущий член (слева направо) доминирует над последующим.

Аллель, аллеломорфа, аллельный ген – различные формы одного и того же гена, расположенные в одинаковых участках (локусах) гомологичных (парных) хромосом. А. определяет варианты развития одного и того же признака. Распространенные в природе А., обуславливающие характерные для вида признаки, называются А. «дикого типа», а происходящие от них А. с измененной структурой гена – *мутантными*. В нормальной диплоидной клетке может присутствовать не более двух А. одного локуса одновременно. В одной гамете два А. не могут находиться. Для большинства генов известны только два А. (аллельная пара), однако иногда встречаются серии множественных А., возникающих путем мутаций состояний одного локуса хромосомы и отличающихся по своему проявлению. Наследование признаков, определяемых А. (как парными, так и множественными), подчиняется законам Г. Менделя. Учение об А. имеет большое значение в генетике, медицине и селекции. Наличие нескольких А. каждого гена обеспечивает определенный уровень генетического разнообразия (например, три А. обуславливают существование четырех основных групп крови у человека) и определяет существование разных форм одного и того же заболевания (например, анемии – «малокровия», специфичных признаков у животных, в том числе влияющих на их хозяйственную производительность, устойчивость к болезням и т. д.).

Альбинизм – врожденное отсутствие нормальной для данного вида организмов пигментации. У животных и человека альбинизм выражается в отсутствии пигментации кожи, волосяного покрова и радужной оболочки глаз. Особи, частично или полностью лишенные пигментации («белые»), называются частичными или полными *альбиносами*.

Амниоцентез – метод пренатальной диагностики генетических аномалий.

Анализирующее скрещивание – 1. Скрещивание между гетерозиготой (по одному или более локусам) и соответствующей рецес-

сивной гомозиготой. 2. Скрещивание особи с доминантным фенотипом с рецессивной гомозиготой (анализатором). Позволяет выяснить генетическую структуру испытуемого организма гомо- или гетерозиготность.

Андрогенез – развитие яйцеклетки с ядром только мужского происхождения, образовавшегося в яйцеклетке в момент, когда материнское ядро уже почему-либо погибло, из ядер двух сперматозоидов (один сперматозоид, несущий гаплоидный набор хромосом, не может дать начало вполне жизнеспособному зародышу).

Аномалия – любое отклонение от известной нормы, среднего состояния. В биологии слабая аномалия часто неотличима от нормальной изменчивости.

Анэуплоидия (гетероплоидия) – изменения числа хромосом, не кратное гаплоидному числу, например, при **моносомии** теряется одна хромосома из набора ($2n-1$), при **нуллисомии** отсутствует одна пара гомологичных хромосом ($2n-2$), а добавление к набору одной и более хромосом ведет к возникновению **трисомии** ($2n+1$), которая является частным случаем полисомии.

Аутбридинг – скрещивание особей одного вида, не состоящих в непосредственном родстве.

Аутополиплоидия – более чем кратное изменение числа хромосом у данного вида. В результате возникают полиплоидные особи, имеющие более двух гомологичных хромосом. Иногда вместо термина «аутополиплоидия» используется термин «аутоплоидия».

Аутосома – хромосома, морфологически идентичная со своей гомологичной парой. Все обычные – неполовые.

Биометрия – совокупность приемов планирования и обработки данных биологического исследования методами математической (вариационной) статистики. Обычно биометрия предполагает выбор статистической модели, статистический анализ результатов эксперимента или наблюдения, проверку соответствия избранной модели экспериментальным данным или наблюдаемым в природе явлениям. Как правило, определяют характер распределения величин (среднее их значение, моду, наиболее часто встречающуюся величину, вероятные пределы колебания наследуемых величин и т. д.), математическую достоверность полученных результатов, статистические связи, например, между суточным удоем и жирномолочностью.

Бонитировка – оценка животных по племенным и продуктивным качествам для определения их племенной ценности.

Гамета – половые, или репродуктивные клетки с гаплоидным (одинарным) набором хромосом – женские (яйца, или яйцеклетки) и мужские (сперматозоиды, спермии, живчики). Г. обеспечивают передачу наследственной информации от родителей потомкам. При слиянии разнополых гамет развивается новая особь (иногда группа особей) с наследственными признаками обоих родителей, распределяющимися по законам Г. Менделя. Гаметы одинаковой величины называют *изогаметами*, неодинаковой – *анизогаметами*, более крупные – *макрогаметами*, более мелкие – *микрогаметами*. В результате слияния разнополых гамет образуется диплоидная зигота. Развитие организма из неоплодотворенной гаметы – *партеногенез*.

Гаметогенез – процесс образования и развития половых клеток – гамет – женских (*оогенез*) и мужских (*сперматогенез*). Гаметогенез происходит в результате многих перестроек, иногда (у растений) очень сложным способом, но всегда в конечном итоге образуются гаплоидные гаметы.

Гаплоид – клетка (ее ядро) или особь с одинарным (гаплоидным) набором непарных хромосом, образующихся в результате редукционного деления (мейоза). Гаплоидны половые клетки (гаметы), некоторые стадии развития организмов, обычно размножающихся бесполым путем (водоросли, грибы). У большинства животных и человека гаплоидны только половые клетки.

Ген – *наследственный фактор*, единица наследственного материала (генетической информации) – определенный участок молекулы ДНК у высших организмов и РНК у вирусов и фагов, – расположенная в определенном участке (локусе) данной хромосомы (у эукариот) или генетическом материале (у прокариот). Совокупность всех генов организма составляет генотип. Каждый ген включает от нескольких сотен до 1500 нуклеотидов и отвечает за синтез определенного белка (полипептидной цепи), фермента и т. п., контролируя их образование, гены управляют всеми химическими реакциями организма и поэтому определяют его признаки. На ДНК-матрице гена синтезируется информационная РНК, которая затем сама служит матрицей для синтеза белка. Следовательно, ген служит основой системы ДНК → РНК → белок. Важнейшее свойство гена – сочетание их высокой устойчивости (неизменяемости в ряду поколений) со способностью к наследуемым изменениям – мутациям, служащим основой изменчивости организмов, дающей материал для естественного отбора. Дискретное наследование задатков было открыто в 1865 году австрийским (чеш-

ским) естествоиспытателем Г. Менделем (1822–1884). В 1909 году датский генетик В. Иогансен (1857–1927) назвал их генами.

Ген мутационный – ген, в котором произошли перестройки или нарушения порядка расположения нуклеотидов, т. е. мутация. От гена мутационного следует отличать *ген-мутатор*, который увеличивает частоту мутаций других независимых генов. Мутационный ген может быть доминантным или рецессивным.

Генетика – дисциплина, изучающая механизмы и закономерности наследственности и изменчивости организмов, методы управления этими процессами. Основы современной генетики заложены австрийским (чешским) естествоиспытателем Г. Менделем (1822–1884), открывшим законы наследственности (1865), и американской научной школой Т. Моргана (1866–1945), обосновавшей хромосомную теорию наследственности в течение первых двух десятилетий прошлого века. Значительную роль в развитии генетики сыграли работы Н.И. Вавилова, Н.К. Кольцова (1872–1940), С.С. Четверикова (1880–1959), А.С. Серибровского (1892–1948) и др. советских ученых. Генетика включает ряд отраслей – по объектам исследования (*Г.* микроорганизмов, растений, животных, человека) и практическому приложению (медицинская генетика и т. п.). Генетика тесно связана с молекулярной биологией, цитологией, эволюционным учением, селекцией. Данные генетики имеют большое значение для медицины, генной инженерии, биотехнологии и других областей практики.

Генетический анализ – совокупность методов изучения наследственных свойств организма.

Генетический груз – генетические нарушения, уменьшающие приспособленность индивидуумов или популяций.

Генокопия – возникновение внешне сходных фенотипических признаков под воздействием генов, расположенных в различных участках хромосомы или в различных хромосомах. Генокопия – следствие контроля признаков сразу многими генами. Многоэтапный биосинтез молекул в клетке может приводить к одинаковому результату – отсутствию конечного продукта реакций, вызванных мутацией, а следовательно, к одинаковому изменению фенотипа. Например, известны рецессивные аллели различных генов, расположенных в разных хромосомах дрозофилы, но каждый из них обуславливает одинаковую ярко-красную окраску глаз мушки. Строго говоря, изменения фенотипа отличаются друг от друга, поскольку исходные изменения происходят на разных этапах биосинтеза, но внешне разница не всегда заметна.

Геном – совокупность генов, содержащихся в гаплоидном (одинарном) наборе хромосом данной клетки, данного вида организмов. В гаплофазе деления диплоидной клетки она содержит один геном, в диплофазе – два, один из которых введен в зиготу женской, а другой – мужской гаметой. Размер генома (молекулярная масса ДНК, приходящаяся на одну гаплоидную клетку) растет, соответствует эволюции, например, размеры молекулы ДНК, их молекулярная масса увеличиваются в последовательности: фаг – $3,6 \times 10^6$, кишечная палочка – $2,5 \times 10^9$, лилия – $6,1 \times 10^{13}$, но у животных эти показатели меньше, чем у растений: дрозофила – $1,1 \times 10^{11}$, мышь – $1,7 \times 10^{12}$, человек – $1,0 \times 10^{12}$; 2) совокупность наследственных признаков, локализованных в ядре клетки.

Генотип – совокупность (система) всех наследственных задатков особи, наследственная основа организма, составленная совокупностью генов (геномом), а также неядерных – цитоплазматических и пластидных (плазмон) ее носителей. Каждый ген находится в сложном взаимодействии с остальными и с плазмоном; генотип – это сложно взаимодействующая система наследственных задатков данной клетки или организма, включая аллели генов, характер их сцепления в хромосомах и наличие хромосомных перестроек.

Генофонд – совокупность генов (аллелей) группы особей, популяций или вида, в пределах которых они характеризуются определенной частотой встречаемости (генет.); 2) вся совокупность видов живых организмов с их проявившимися и потенциальными наследственными задатками (*охр. прир.*).

Гены, сцепленные с полом, – гены, локализованные в половых хромосомах. Их наследование зависит, например, в случае Х-сцепленных генов, от направления скрещивания.

Гетерогаметный пол – пол, у которого в процессе мейоза образуются два типа гамет, различающихся по составу половых хромосом. У человека и дрозофилы это мужской пол; в гонадах мужских особей формируются Х- и У-содержащие сперматозоиды.

Гетерозигота, гетерозиготность – содержание в клетках тела разных генов данной аллельной пары, например, Aa , возникающее вследствие соединения гамет с разными аллелями, например, A и a . При размножении происходит расщепление на особи, несущие признаки, контролируемые аллелями A и a . Одна и та же особь может

быть гетерозиготной в отношении одной или нескольких аллельных пар генов и гомозиготной в отношении других генов.

Гетерозис – «гибридная сила», или «гибридная мощность», – ускорение роста, увеличение размеров, повышение жизнестойкости и плодовитости гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами животных. Во втором и последующих поколениях гетерозис обычно затухает. Отличают *гетерозис истинный* – превосходство гибрида по какому-нибудь признаку над лучшим из родителей и *гетерозис гипотетический* – превосходство гибрида над некоторой средней величиной, характерной для обоих родителей. Различают также *гетерозис соматический* – более мощное развитие вегетативных органов (соматических признаков) у гибридных организмов, *гетерозис репродуктивный* – большее развитие репродуктивных органов, повышенная фертильность (способность к размножению), приводящая к более интенсивному размножению животных, и *адаптивный* – повышение приспособленности гибридных особей к условиям среды, их конкурентоспособности в борьбе за существование. Механизмы гетерозиса до сих пор недостаточно изучены. Наиболее популярны две теории гетерозиса: **теория доминирования** и **теория сверхдоминирования**. Теория доминирования исходит из представлений о том, что при скрещивании гомозигот у гибридов первого поколения неблагоприятные рецессивные аллели переводятся в гетерозиготное состояние: $AAbb \times aaBB \rightarrow AaBb$; тогда $AaBb > AAbb$, $AaBb > aaBB$. Теория сверхдоминирования предполагает повышенную конститутивную (общую) приспособленность гетерозигот по сравнению с любой из гомозигот: $Aa > AA$ и $Aa > aa$. Существуют и более сложные представления о гетерозисе, например, теории гетерозиса В.А. Струнникова; суть этой теории в том, что в чистых линиях происходит накопление генов-модификаторов, подавляющих нежелательные эффекты некоторых аллелей; при скрещивании разных чистых линий каждая из них привносит свой *компенсаторный комплекс генов-модификаторов*, что усиливает подавление вредных аллелей.

Гибрид – организм (или клетка), полученный в результате скрещивания разнородных в генетическом отношении родительских форм (видов, пород, линий и т. п.). Процесс такого скрещивания называется *гибридизацией*. Ее применяют для получения ценных форм организмов. Скрещивание особей одного вида (его подвидов, пород или линий) называют *внутривидовой гибридизацией*, причем для

линий термин «гибридизация», «гибрид» применяется условно, так как их генотипы близки; скрещивание особей из различных видов или родов называют *отдаленной гибридизацией*. Отличают естественно происходящую в природе спонтанную гибридизацию и искусственную гибридизацию. Гибридизация обычно сопровождается явлением гетерозиса. Возможна гибридизация не на основе полового процесса, а получения гибридных соматических клеток. При этом сливаются их ядра (если сливается только протоплазма, содержащая неслившиеся ядра, то получается синкарион). Такую гибридизацию производят в искусственных условиях – при пониженных температурах, в присутствии некоторых вирусов и т. п. *Соматические гибриды* возможны между клетками очень отдаленных в систематическом отношении видов, половое скрещивание между которыми неосуществимо, например, соматические гибриды клеток человека и мыши, человека и курицы. На такой гибридизации основаны некоторые приемы клеточной инженерии. В молекулярной биологии говорят о «*молекулярной гибридизации*» – между разными молекулами ДНК или между ДНК и РНК.

Гиногенез – развитие яйцеклетки с ядром только женского происхождения без участия при дроблении ядра проникшего сперматозоида. Он лишь стимулирует деление женского ядра. Наблюдается у некоторых круглых червей и рыб. При гиногенезе возникает организм с гаплоидным набором хромосом, имеющий лишь материнские признаки.

Гомогаметный пол – пол, у которого в ходе мейоза образуется только один тип гамет по составу половых хромосом. У человека и дрозофилы таковым является женский пол.

Гомозигота, гомозиготность – содержание в клетке одинаковых генов данной аллельной пары (AA или aa), возникающее вследствие соединения гамет, несущих одинаковые аллели данного гена – A и A или a и a (при размножении такой особи расщепления признаков быть не может); однородность наследственной основы (генотипа) организма, происходящего от родителей, сходных по тому или другому наследственному признаку.

Гомологичные хромосомы – хромосомы (или их сегменты), идентичные по структуре составляющих их локусов; в эволюционном смысле – хромосомы, сходные в различных организмах в силу их происхождения от общего предка.

Груз генетический – наличие в популяции и в виде в целом летальных и других отрицательных мутаций, вызывающих при переходе в гомозиготное состояние гибель особей или снижение их жизнеспособности. Он особенно заметен при инбридинге (в том числе при близкородственных браках). Генетический груз в человеческих популяциях непрерывно растет в связи с мутагенным воздействием на людей неблагоприятных факторов окружающей среды, в том числе прежде всего физического и химического ее загрязнения. Он возрастает при алкоголизме и наркомании.

Группа крови – тип крови, различающийся у особей одного вида по иммунологическим признакам – наличию или отсутствию определенных антигенов в эритроцитах и антител в плазме крови. Обусловлен различными аллелями одного гена. Группы крови определяют по *реакции гемагглютинации* (склеивания эритроцитов). У человека 4 основные группы: 1-я (0), 2-я (A), 3-я (B) и 4-я (AB) и 27 вариантов резус-систем. Типы антител плазмы обозначают греческими буквами α и β . Переливание крови производится с учетом совместимости групп крови. Кровь животных вне зависимости от ее группы несовместима с кровью человека.

Группа сцепления – совокупность генов, локализованных в линейном порядке в данной хромосоме. Члены группы сцепления могут наследоваться совместно.

Делеции – отсутствие части генетического материала, находящегося в хромосоме или в цитоплазме. Размер делеции может варьировать от одного нуклеотида до сегмента, включающего группу генов, например, целую хромосому; хромосомная мутация, при которой утрачивается участок хромосомы.

Дефишенси – делеция концевой участка хромосомы.

Дигибридное скрещивание – скрещивание между организмами, несущими различные аллели в двух различных локусах.

Дизиготные близнецы – близнецы, развивающиеся из двух независимо оплодотворенных яйцеклеток (двуяйцевые близнецы).

Дикий тип – преобладающий фенотип или преобладающий аллель в природной популяции.

Диплоид – клетка, ткань или организм, имеющие два набора хромосом.

Диплоиды – клетки или организмы, содержащие двойной набор гомологичных хромосом.

Доминантный – аллель или соответствующий признак, проявляющийся в гетерозиготе.

Доместикация – одомашнивание диких видов, как правило, ведущее к переменам в их поведении и изменению некоторых анатомо-морфологических признаков.

Доминирование – проявление действия лишь одной из аллелей у гетерозиготного организма.

Динамика популяции – изменение численности, полового и возрастного состава популяции, определяемое внутрипопуляционными процессами и взаимодействием популяций разных видов.

Дупликация – удвоение какого-либо участка хромосомы, происходят при разрыве и обмене участками хромосомы и нарушении кроссинговера. Играет важную роль в эволюции, поставляя сырой материал для образования новых генов и генетических регуляторных систем.

Дрейф генов (генетико-автоматический процесс в популяции) – изменение генетической структуры популяции в результате любых случайных причин. Дрейф генов проявляется, как правило, лишь при небольшой численности популяции (резком ее сокращении) и ведет к уменьшению наследственной изменчивости в ней.

Животное домашнее – животное, конституция и поведение которого резко изменены в ходе сознательного и бессознательного искусственного отбора, нередко до такой степени, что животное не в состоянии жить без помощи человека, часто не имеет сохранившихся диких предков.

Животное одомашненное – частично или полностью ручное (прирученное) животное, конституция и поведение которого не изменены или лишь несущественно изменены в ходе искусственного отбора, а потому могущее жить в случае освобождения от опеки человеком в естественной среде обитания. Как правило имеет сохранившихся диких предков.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости (Н.И. Вавилова): «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости».

Закон единообразия гибридов первого поколения (первый закон Г. Менделя, или закон доминирования): первое поколение гибридов в силу проявления у них лишь доминантных признаков всегда единообразно.

Закон независимого комбинирования признаков, независимого расщепления (распределения): гены одной аллельной пары распределяются в мейозе независимо от генов других пар и комбинируются в процессе образования гамет случайно, что ведет к разнообразию вариантов их соединения.

Закон расщепления гибридов второго поколения (второй закон Г. Менделя): во втором поколении гибридов соотношение особей с доминантными и рецессивными признаками статистически равно 3:1.

Закон чистоты гамет (Г. Менделя): гамета диплоидного гибрида (Аа) может нести лишь один из двух аллелей данного гена (А или а), т. е. гамета не может быть гибридной, поскольку она несет аллель одного из родителей в чистом виде – том, в котором он был привнесен гаметой этого родителя в гибридную зиготу. Материальной основой проявления закона служит процесс мейоза.

Закон Харди–Вайнберга: закон, согласно которому частоты генотипов в популяции могут быть предсказаны по частотам генов при условии случайного скрещивания.

Зигота – диплоидная клетка, формируемая в результате слияния яйцеклетки и сперматозоида.

Изменчивость – различия между индивидуумами, принадлежащими к одному виду.

Инбредная депрессия – ослабление жизнеспособности потомства в результате накапливания и проявления летальных и полULEТАЛЬНЫХ генов и других отрицательных признаков, имевшихся у родоначальников популяции.

Инбридинг – один из методов разведения, при котором в пары сводят животных, происходящих от общих предков, то есть родственников.

Инверсия – перестройка линейного расположения генов в хромосоме или плазмиде, в основе которой лежит образование петли с последующим поворотом входящих в состав петли последовательностей на 180°.

Индексная селекция – селекция, основанная на отборе животных по селекционному индексу.

Индивидуальная селекция – селекция, основанная на оценке животных по индивидуальному (генотипу) качеству.

Интенсивность отбора – стандартизованный селекционный дифференциал, выраженный в единицах фенотипического стандартного отклонения.

Кариотип – диплоидный хромосомный набор клетки или организма, характеризуется числом, размером и конфигурацией хромосом.

Карта сцепления – хромосомная карта, показывающая порядок линейного расположения генов на хромосоме.

Кодоминирование – фенотипическое проявление обоих аллелей у гетерозиготных организмов.

Количественный признак – признак, варьирующий более или менее непрерывно от одной особи к другой, что позволяет распределить особей в классы в соответствии со степенью выраженности признака.

Комплементарность – свойство нуклеотидов образовывать парные комплексы при взаимодействии цепей нуклеиновых кислот.

Комплементарные гены – два или более неаллельных гена, определяющих развитие одного признака организма.

Конституция – совокупность морфофизиологических и хозяйственных признаков животного, характеризующий его организм как единое целое.

Корреляция – взаимосвязь, взаимная приспособленность, согласованность строения и функций различных частей (клеток, тканей, органов, их систем) в организме, обеспечивающая поддержание постоянства его внутренней среды и приспособление к условиям обитания. Изменение одной части тела эволюционно формирует другие его части.

Коэффициент инбридинга – вероятность того, что два гена в данном локусе идентичны по происхождению.

Коэффициент отбора – мера эффективности отбора, изменяемая по уменьшению частоты встречаемости гамет данного типа в следующем поколении.

Кроссинговер – обмен идентичными участками между хроматидами гомологичных хромосом, регулярно наблюдающийся в мейозе.

Крупномасштабная селекция – система методов отбора и подбора, главным образом производителей, обеспечивающая генетическое улучшение большого массива животных в каждом поколении.

Летальные гены – гены, вызывающие гибель организма в 100% случаев.

Линия (заводская) – группа животных, происходящих от выдающегося родоначальника, обладающая ценными для нее продуктивными качествами и другими особенностями, которые поддерживаются целенаправленным отбором и подбором.

Массовая селекция – отбор животных по собственной продуктивности (по фенотипу).

Множественные аллели – наличие у особей данного вида более двух аллелей для определенного локуса.

Модификации – ненаследственные изменения фенотипа организмов под влиянием условий среды. Диапазон модификационной изменчивости определяется генотипически обусловленной нормой реакции.

Мозаики – организмы, состоящие из клеток с различным генотипом, возникают вследствие мутаций или соматического кроссинговера.

Монозиготные близнецы – близнецы, родившиеся из одной и той же оплодотворенной яйцеклетки, давшей начало двум эмбрионам на ранней стадии развития.

Мутаген – физический или химический агент, увеличивающий частоту возникновения мутаций.

Мутагенез – процесс возникновения мутаций.

Мутант – клетка или отдельный организм, характеризующийся изменением, вызванным мутацией; организм, несущий мутантный (отличный от дикого типа) аллель.

Мутация – изменение типа, числа или порядка расположения нуклеотидов в генетическом материале. Это изменение более или менее устойчиво, не запрограммировано генетически, наследуется и встречается с варьирующей в широких пределах частотой.

Мутирование – процесс, в результате которого в гене появляются наследуемые изменения.

Наследственные болезни – патологические состояния, связанные с мутацией гена и передающиеся из поколения в поколение.

Наследуемость – степень, в какой определенный признак контролируется генетически (относительная доля наследственной изменчивости в общей фенотипической изменчивости популяции).

Наследование – процесс передачи наследственной информации от одного поколения другому.

Наследственность – свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями, а также обеспечивать специфический характер онтогенеза в определенных условиях среды.

Норма реакции – 1. Диапазон изменчивости, т. е. совокупность фенотипов, которые могут возникнуть на основе данного генотипа под влиянием изменяющихся условий среды. 2. Ряд всех возможных фенотипов, которые могут сформироваться на основе данного генотипа в различных условиях среды.

Онтогенез – индивидуальное развитие организма от оплодотворения яйцеклетки до естественной смерти.

Оогенез – процесс дифференцировки клеток зародышевой линии, сопровождаемый мейозом и приводящий к образованию зрелой яйцеклетки.

Отбор – процесс дифференциально воспроизведения генотипов в популяции (полное или частичное устранение какой-то группы особей от размножения).

Отбор дизруптивный – отбор, благоприятствующий одновременно двум крайним типам за счет промежуточного фенотипа.

Отбор естественный – выживание более приспособленных и гибель менее приспособленных организмов под влиянием естественных условий среды.

Отбор искусственный – отбор наиболее ценных в хозяйственном отношении животных и использование их для дальнейшего разведения.

Отбор стабилизирующий – отбор, в результате которого среднее значение признака в популяции не меняется.

Отбор негативный – отбраковываются худшие особи (с точки зрения селекционера).

Отбор позитивный – для дальнейшего воспроизведения оставляются лучшие особи.

Отбор тандемный (последовательный) – поочередный отбор сначала по одному, затем по другому, третьему и т. д. признаку.

Панмиксия – свободное скрещивание особей, составляющих в совокупности популяцию.

Пенетрантность – частота, с которой доминантный или рецессивный ген в гомозиготном состоянии проявляется фенотипически.

Плейотропия – влияние одного гена на проявление нескольких различных признаков.

Племенная (селекционная) ценность особи – среднее значение количественного признака всех ее потомков. Общая племенная ценность определяется аддитивным эффектом генов в популяции во всевозможных комбинациях. Специфическая племенная ценность определяется *аддитивным эффектом* генов, обусловленных доминированием и эпистазом.

Подбор – наиболее целесообразное составление из отобранных животных родительских пар для получения от них потомства с желательными качествами.

Полигенные признаки – признаки, определяемые многими генами, каждый из которых оказывает лишь небольшое влияние на степень экспрессии данного признака.

Полигены – совокупность генов, оказывающих одинаковое влияние на один какой-либо признак. При формировании таких признаков полигены действуют кумулятивно, они ответственны за формирование многих количественных признаков.

Полимерия – тип взаимодействия генов, при котором на один признак влияет несколько разных, но сходно действующих генов.

Полиморфизм – присутствие в популяции нескольких форм гена или признака.

Полиморфизм сбалансированный – оптимальное соотношение двух или нескольких генетически различных форм в популяции.

Полиплоид – клетка, ткань или организм, имеющие три или более набора хромосом.

Полиплоидия – увеличение числа хромосом (как четное, так и нечетное), кратное гаплоидному набору. Полиплоидия относится к геномным мутациям.

Популяционная генетика – раздел генетики, изучающий генетическую структуру и генетические процессы, происходящие в популяциях.

Пороговые признаки – признаки, проявление которых зависит от порога действия наследственных и средовых факторов.

Порода – группа животных одного вида, имеющая общее происхождение, общность ряда хозяйственно полезных, физиологических и морфологических особенностей и предъявляющая сходные требования к природным условиям и технологии производства.

Половые хромосомы – пара хромосом, отличная по структуре и функциям от аутосом и имеющая отношение к генетическому механизму определения пола.

Препотентность – способность производителя стойко передавать потомству свои признаки (как желательные, так и нежелательные).

Селекционный дифференциал (Sd) – разность между средним значением отобранной для репродукции группы животных и средним – популяции.

Селекционный индекс – показатель, включающий информацию о нескольких признаках.

Селекционный эффект (SE) – разность между средним фенотипическим значением потомков отобранных родителей и всего родительского поколения.

Селекция – наука, разрабатывающая теорию и практические методы создания и совершенствования пород.

Семейная селекция – отбор животных, при котором в качестве селекционного критерия служит среднее значение признака в семье.

Семейство – высокопродуктивная группа племенных животных, происходящих от выдающейся родоначальницы и сходных с ней по конституции и продуктивности.

Транслокации – перемещение участка хромосомы в другое положение в той же или другой хромосоме.

Фенотип – совокупность внешних и внутренних признаков.

Чистая линия – ограниченная совокупность животных, длительно размножающихся путем тесного инбридинга.

Чистопородное разведение – метод разведения, при котором осуществляются отбор и подбор животных внутри породы в целях сохранения и улучшения признаков этой породы.

Экспрессивность – влияние данного аллеля на степень выраженности признака.

Эпистаз – тип взаимодействия генов, при котором один ген подавляется другим неаллельным геном.

Оглавление

Введение.....	3
Введение в теорию селекции.....	5
1. Особенности наследования признаков разных катего- рий.....	5
1.1. Наследование качественных признаков.....	6
1.2. Наследование количественных признаков.....	11
Контрольные вопросы.....	14
Отбор и его влияние на структуру популяции.....	15
1. Формы отбора, применяемые в селекции.....	15
2. Методы отбора.....	19
3. Ответ на отбор.....	22
Влияние генотипических и паратипических факторов на ре- зультаты скрещивания.....	25
1. Генетический прогресс и его источники	25
2. Факторы, влияющие на результативность скрещивания	27
Контрольные вопросы.....	30
Гетерозис и инбридинг в селекции сельскохозяйственных жи- вотных.....	31
1. Теории гетерозиса.....	31
2. Селекция животных на гетерозис.....	34
3. Инбридинг и инбредная депрессия.....	36
Контрольные вопросы.....	40
Селекция скота по воспроизводительным способностям	41
1. Методы генетико-математического анализа признаков воспроизводительной способности молочного скота	41
2. Оценка и отбор коров по воспроизводительной способ- ности.....	51
2.1. Изменчивость и наследуемость основных призна- ков воспроизводительной способности.....	51
2.2. Зависимость между воспроизводительной способ- ностью коров и уровнем их продуктивности.....	55
2.3. Генетические аспекты нарушений воспроизводи- тельной способности коров.....	57
3. Методы оценки и отбора быков по их воспроизводи- тельной способности.....	61
3.1. Оценка и отбор быков по фенотипу	61
3.2. Оценка быков по генотипу.....	65

3.3. Корреляция между основными показателями воспроизводительной способности быков.....	68
Контрольные вопросы.....	70
Литература.....	72
Терминологический словарь.....	75

Теоретические основы селекции

Курс лекций

Четвертакова Елена Викторовна

Редактор Л.М. Убиенных

Санитарно-эпидемиологическое заключение № 24.49.04.953.П. 000381.09.03 от 25.09.2003 г.

Подписано в печать 4.10.2012 Формат 60х84/16. Бумага тип. № 1

Печать – ризограф. Усл. печ. л. 6,0 Тираж 125 экз. Заказ № 175

Издательство Красноярского государственного аграрного университета
660017, Красноярск, ул. Ленина, 117